Tome 52, nº 4 — Juin 1945

Aus dem Zoologisch-Vergl. Anatomischen Institut
der Universität Zürich

Fertilitätsstudien an *Drosophila melanogaster*.

II. Fertilitätstypen bei Selektionsstämmen, ihr Verhalten bei Kreuzungen und Transplantationsversuchen [1]

von

Max REIFF

Mit 11 Textabbildungen und 11 Tabellen.

Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützung der
„Georges und Antoine Claraz-Schenkung". Serie Zoologie No. 82.

INHALTSÜBERSICHT

[1] Anschluss an die Arbeit von Hadorn und Zeller: *Fertilitätsstudien an Drosophila melanogaster.* I. Untersuchungen zum altersbedingten Fertilitätsabfall. (Roux' Arch. 142, 1943.)

I. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG [1]

Die Anzahl der aufwachsenden, fertilen Nachkommen eines Organismus charakterisiert seine Fertilität. Diese ist von mehreren äusseren und inneren Faktoren und ihrem Zusammenspiel abhängig. Für die Taufliege *Drosophila melanogaster* sind bei der Untersuchung der Fertilität drei Grössen entscheidend (HADORN und ZELLER 1942/43). Die Eiproduktion oder Fecundität liefert die Grundlage zu allen Prüfungen. Die Zahl der lebenden Larven wird infolge Ausfall embryonal abgestorbener Keime oder unbefruchteter Eier meist kleiner sein als die Eizahl. Drückt man die Larvenzahl im Verhältnis zur Eizahl in Prozent aus, so erhält man die larvale Schlüpfrate. Die imaginale Schlüpfrate wird in analoger Weise ermittelt; sie kann bezogen werden auf Eizahl oder Larvenzahl. Fecundität und Schlüpfraten bezeichnen wir als Fertilitätskomponenten.

HADORN und ZELLER haben besonders den altersbedingten Abfall der Fecundität und Larvenschlüpfrate an Einzelpaarzuchten untersucht. Ihre Arbeit führte zu folgenden Ergebnissen: Der altersbedingte Fertilitätsabfall ist sowohl durch eine Verminderung der Eiproduktion als auch durch eine Verschlechterung der Larvenschlüpfrate bedingt. Bei verschiedenen Genotypen ist der Zeitpunkt und die Geschwindigkeit des Abfalles charakteristisch verschieden. Der Abfall lässt sich durch Zusatz von jungen Männchen nicht verhindern. Dieser Fertilitätsabfall wird auf Zustandsänderungen des alternden Weibchens zurückgeführt.

Es wurde mir nun die Aufgabe gestellt, an umfangreichem Material Fecundität und Larvenschlüpfrate an zwei Selektions-Wildstämmen weiter zu prüfen und anschliessend einige Grundprobleme näher zu analysieren.

Von Herrn Prof. E. HADORN konnte ich die zwei vorunter-

[1] An dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. HADORN, meinen herzlichen Dank aussprechen für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit, für das stete Interesse, mit dem er meine Arbeit verfolgte, für seine vielen guten Ratschläge und seine praktische Hilfe. Auch bin ich Herrn Prof. HADORN durch die Überlassung einiger *Drosophila*-Stämme und die Einführung in die Transplantationstechnik zu grossem Dank verpflichtet. Herzlichen Dank schulde ich auch dem Kuratorium der „Georges und Antoine Claraz-Schenkung" für die mir gewährte Unterstützung.

suchten, in nachfolgender Tabelle aufgeführten Laboratoriumsstämme übernehmen:

	Herkommen	Übernommene Kenntnisse
Stamm *Hoch* (H)	Selektionsstamm aus einer Auskreuzung „Zürich“ × white.	Grosse Eiproduktion, hohe Larvenschlüpfrate bis 3. Woche, nachher Fertilitätsabfall.
Stamm *Tief* (T)	Wildstamm, seit Jahren in strengster Inzucht gehalten.	Eiproduktion ca. ½ so gross wie beim Hoch-Stamm. Larvenschlüpfrate durchgehend tiefere Werte.

In der vorliegenden Arbeit werde ich diese Ausgangsstämme mit H und T bezeichnen.

Die Untersuchungen wurden so durchgeführt, dass möglichst vollständige Daten über die Eizahl und larvale Schlüpfrate an Einzelpaarzuchten gewonnen werden konnten. Im Anschluss an die Arbeit von HADORN und ZELLER (1943) ergaben sich für meine Versuche folgende Fragen:

1. Wie gross ist die Variabilitätsbreite der Fertilitätskomponenten bei diesen Stämmen, und wie wirkt eine strenge Selektion, wenn nur die Nachkommen der extremen Tiere des H- und T-Typus für die nächste Generation verwendet werden? S. 168.

2. Bleibt die Variabilität der beiden Stämme H und T an genetisch einheitlichem Material, d.h. bei isogenen (isozygoten) Stämmen erhalten? Sind die Stammunterschiede in Fecundität und Schlüpfrate noch stärker ausgeprägt? S. 173.

3. Sind stammtypische morphologische Unterschiede an den Ovarien festzustellen? S. 180.

Wenn es sich ergibt, dass die Fertilitätsmerkmale bei den Stämmen konstant bleiben, dass sie also genotypisch bedingt sind, so können folgende Fragestellungen und Versuchsanordnungen weitere Aufschlüsse geben:

4. Wie verlaufen die Fertilitätskurven bei reziproken Befruchtungen (H × T und T × H)? S. 193. Es lässt sich dadurch entscheiden, welchen Einfluss der Genotypus des Männchens auf die Fertilitätskomponenten hat.

5. Hat bei Transplantation von Ovarien das neue Wirtsmilieu einen Einfluss auf die stammspezifischen Fertilitätsmerkmale ? S. 205. Das Ergebnis muss klarstellen, wie stark der mütterliche Stoffwechsel den Fertilitätsverlauf bestimmt.

II. METHODIK

a) *Untersuchungstechnik.* — Das Überprüfen der Gelege führte ich so weiter, wie es in unserem Institut gebräuchlich war (Methode BEADLE 1935, und HADORN und ZELLER 1943). Um genaue Werte bezüglich Eiproduktion und larvale Schlüpfrate zu erhalten, müssen Tagesgelege von einzelnen Weibchen geprüft werden. Zu diesem Zwecke werden Einzelpaare in Glaszylindern gehalten. Die Versuche werden bei einer optimalen Temperatur von 24°—25° C. durchgeführt.

Kleine Blech- oder Porzellanschälchen giesst man mit Mais-Agar-Futter aus, das durch Zusatz von pulverisiertem Carbo adsorbens geschwärzt wurde. Diese Masse überstreicht man mit frischer Hefelösung. Nach je 24 Stunden müssen diese Futterschälchen durch frische ersetzt werden. Das Weibchen legt alle Eier auf die Futteroberfläche. Nach dem Wechseln werden die Gelege bei 25° belassen, nach 45 bis 48 Stunden kontrolliert und dabei die leeren Eihüllen und die nicht entwickelten Eier gezählt. Auf der schwarzen Futterunterlage lassen sich diese Zahlen mit grosser Genauigkeit bestimmen. Die larvale Schlüpfrate wird berechnet aus dem Verhältnis

$$\frac{\text{Zahl der leeren Eihüllen}}{\text{Zahl der abgelegten Eier}} \times 100 = \% .$$

Die Paare werden bis zu ihrem Tode (25—35 oder mehr Tage) im Glaszylinder belassen, wobei täglich das Futter gewechselt und somit die totale Legetätigkeit überprüft wird. Stirbt ein Männchen früher, oder erweist es sich als unfruchtbar, so wird es durch ein Geschwistertier oder durch junge Nachzucht ausgewechselt.

b) *Weiterzucht.* — Von den günstigsten Paaren des H- oder T-Stammes einer Versuchsserie wird ein Tages-Gelege aus der zweiten oder dritten Woche in eine Zuchtflasche gebracht. Von den sich aus diesen Gelegen entwickelnden Fliegen werden wieder frischgeschlüpfte Tiere für neue Zuchten entnommen.

c) *Massenzuchten.* — Neben diesen Einzelpaarzuchten prüfte ich auch Massenzuchten, bei denen 15—20 Paare eines Stammes zusammen in einem grossen Glaszylinder leben. Für die Überprüfung der Fertilität eignet sich hier ein Zweistundengelege, das jeden Morgen auf ein Futterschälchen abgegeben wird, wobei je ca. 100—150 Eier der Population untersucht werden.

d) *Statistische Verwertung des Materials.* — Die gefundenen Werte werden in Koordinatensysteme eingetragen. Das Weibchenalter wird auf der Abszisse angegeben, die Eizahl in absoluten Werten, bezw. die larvale Schlüpfrate in Prozentwerten sind auf der Ordinate abzulesen. Jedes Kurvenbild enthält Eintragungen der Tages- und Wochendurchschnittswerte. Auf diese Weise können in zusammengefasster Form die Verhältnisse leicht übersehen und verglichen werden.

Die Kurven erstrecken sich jeweils über 29 Tage. Diese Zahl entspricht der durchschnittlichen Lebensdauer der Weibchen und umfasst die Spanne von vier Legewochen. Ein Alter von 5 und 6 Wochen wird nur von einzelnen Weibchen erreicht; es wurde deshalb auf die Aufstellung dieser Wochenmittel (statistisch nicht vergleichbar) verzichtet.

e) *Transplantationstechnik.* — Die Transplantationen werden nach der von EPHRUSSI und BEADLE (1936) ausgearbeiteten Methode durchgeführt. Aus Zweistunden-Massenzuchtgelegen werden die Larven nach 48 Stunden in eine grössere Zuchtschale (12—15 cm Durchmesser, mit Mais-Futter plus Hefeaufstrich) übertragen und im Alter von 96—100 Stunden nach Eiablage operiert. Die Ovarien werden in Ringerlösung herauspräpariert und dann in den neuen Wirt übertragen. Dieser experimentelle Eingriff hat eine Mortalität von 40—50% zur Folge.

III. GRUNDVERSUCHE MIT VERSCHIEDEN FERTILEN STÄMMEN

1. Die Stämme H und T und ihre Fertilitätstypen

In diesem Abschnitt behandle ich ausschliesslich solche Versuche, wie sie bereits HADORN und ZELLER im zweiten Teil ihrer Arbeit besprochen haben. An einer grossen Zahl von Einzelpaarzuchten werden die Grundlagen des Verhaltens von Fecundität und Larvenschlüpfrate in den verschiedenen Lebensstadien nachgeprüft. Die einzige Abweichung gegenüber den früheren Versuchen besteht darin, dass eine strenge Selektion auf stammtypische Merkmale eingehalten wird. Im Verlauf von 14 Inzuchtgenerationen sind zusammen über 100 einzeln gehaltene Paare des H- und T-Stammes auf ihre Fertilität untersucht worden.

a) *Fecundität.*

Bei normal begatteten Weibchen beginnt die Eiablage am 2. Lebenstag der Imago (GUYÉNOT 1913, HADORN 1943) und erreicht während der 1. Lebenswoche die maximale Tagesproduktion. Schon vom 5.—6. Legetag an beginnt bei beiden Stämmen parallel ein langsamer und stetiger, an-

nähernd linearer Abfall der Eiproduktion. In Abb. 1 sind für 27 H- und 25 T-Zuchten verschiedener Generationen die durchschnittlichen Tageseizahlen und die Wochenmittelwerte eingetragen. Die Sammelkurven veranschaulichen den deutlichen Fecunditätsunterschied der beiden Stämme. Wie aus Tab. 6 S. 187 zu ersehen ist, ist der Unterschied in der Fecundität statistisch hoch gesichert, indem die Differenz der Mittelwerte ihren mittleren Fehler um ein Mehrfaches übertrifft.

Die individuelle Variabilität wird durch die Zusammenfassung in Sammelkurven verdeckt. Grundsätzlich gilt aber das Kurvenbild für die meisten Einzelzuchten. Ein Anstieg in der Eiproduktion konnte nur in 2 Fällen beobachtet werden, in dem die Eizahl der 2. Woche durchschnittlich um etwas mehr als 10 Eier höher war als in der 1. Legewoche. Bei ca. 25—30% der Zuchten kann der gleiche Stand der Eiproduktion während 2 Wochen (entweder 1./2., oder 2./3., oder 3./4. Woche) erhalten bleiben, aber auch hier tritt früher oder später ein deutlicher Abfall im Verlauf des Lebens ein. Gelegentlich treten in der Eizahl einzelne Tagesschwankungen auf. Sie hängen wohl von äusseren Faktoren ab (Zusammensetzung und Feuchtigkeit des Futters, kleine Temperaturunterschiede, Beunruhigung der Weibchen). Ich konnte jedoch nie, weder beim H- noch beim T-Stamm, ein periodisches, sich über mehrere Tage erstreckendes An- und Abschwellen der Eiablage beobachten. Dies steht in Übereinstimmung mit den Befunden von Hadorn und Zeller (1943) und den Angaben Shapiros (1932). Die Publikation aller Einzeldaten würde daher nichts Neues zeigen, sodass darauf aus Raumgründen verzichtet werden kann.

Über den Streuungsbereich der Wochendurchschnittswerte der Eizahlen orientiert auch Abbildung 1. Zwischen den H- und T-Zuchten sind die Übergänge gleitend, nur die Mittelwerte sind stark verschieden. Die besten H-Weibchen legen während der ersten Woche täglich 100 bis max. 130 Eier, in der zweiten Woche nur noch selten gegen 100 und von der dritten Woche an sinkt die Zahl täglich. Tiere mit schlechter Fecundität weisen in der ersten Lebenshälfte Tageseizahlen von 70—80 auf, auch bei ihnen tritt mit zunehmendem Alter eine stetige Abnahme ein. Es gibt einzelne Weibchen, die am Ende der Legetätigkeit noch einige Tage leben, ohne Eier zu legen,

während bei der Mehrzahl sofort nach Fecunditätsstillstand der Tod eintritt. Für die meisten T-Weibchen liegt das Maximum (erste Woche) der Eizahl bei 50—70 Eiern. Schon in der zweiten Woche fällt jedoch die Tageszahl beträchtlich, und oft werden in höherem Alter während langer Zeit weniger als 10 Eier pro Tag gelegt. Nur vereinzelte T-Weibchen zeigen in der ersten Lebenshälfte eine grössere Eiproduktion, die in den Bereich der H-Fecundität streut.

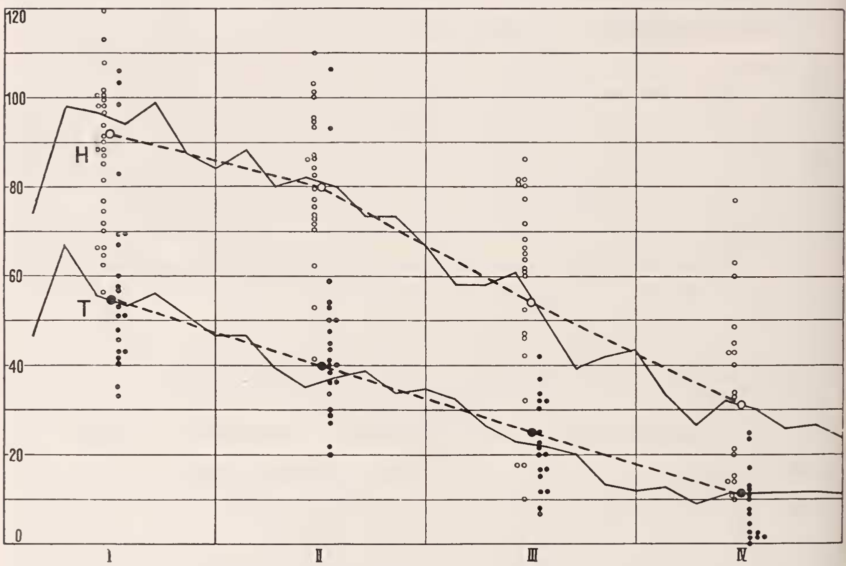


Abb. 1.

Fecundität der H- und T-Zuchten. Ordinate: Eizahl-Werte; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve). H = 27 Paare (Wochenmittel für Einzelzucht = kleine Kreise); T = 25 Paare (Wochenmittel für Einzelzucht = kleine Punkte).

Eine Selektion auf hohe Eizahl beim H-, und mittlere bis tiefe Eizahl beim T-Stamm, konnte die oben angeführte Variabilität nicht beeinflussen. Der ziemlich grosse Streuungsbereich ist den Stämmen eigen. Bei jeder Generation ist der stammtypische Unterschied im Mittelwert und die charakteristische Streuung (wie dies Abb. 1 zusammenfassend zeigt) erhalten geblieben (Tab. 2, S. 169).

Vergleicht man die Totalproduktion an Eiern während des gesamten Weibchenlebens, so erhält man für den H-Stamm einen Mittelwert von 1561 ± 77,8 Eiern, für den T-Stamm einen solchen von 783 ± 64,4 (für n = je 33 Einzelpaare). Dieser grosse Unterschied beruht keinesfalls auf verschiedener Lebensdauer der H- oder T-Weibchen. Für die oben verwendeten Zuchten (sicher beobachtete Fälle) beträgt die mittlere Lebensdauer für den H-Stamm M = 29,2 ± 1,6 Tage ($n = 32$), für den T-Stamm M = 27,7 ± 1,5 Tage ($n = 31$). Ein Alter bis in die vierte Woche wird von der Mehrzahl der Tiere beider Stämme erreicht. (Aus diesem Grunde sind auch die Kurven und Tabellen auf diese Zeitspanne ausgedehnt.) Die Extremfälle liegen aber weit auseinander. „Kurzlebige" Weibchen erreichen ein Alter von nur 12—18 Tagen, „langlebige" ein solches von 35—45 Tagen. Von den total 100 geprüften Tieren beider Stämme sind 22 Weibchen zu den „Kurzlebigen" (Tab. 1) und 25 zu den „Langlebigen" zu zählen. In der Diskussion der Ergebnisse der Grundversuche komme ich auf die Relation von Eiproduktion und Lebensdauer zurück (Tab. 7, S. 190).

b) *Larvale Schlüpfrate.*

Aus den Fecunditätskurven ist ersichtlich, dass für die erste Legewoche optimale Leistungen charakteristisch sind. Dies gilt auch für die zweite Fertilitätskomponente, die den Anteil der geschlüpften Larven am Total der gelegten Eier in Prozentwerten angibt. Auch bei der Larvenschlüpfrate ist der H-Stamm dem T-Stamm überlegen. Die Anfangsrate des H-Stammes (3.—5. Tag) steht im Mittel ca. 12% höher als beim T-Stamm (H: M = 93,2 ± 0,7%, $n = 33$; T : M = 80,1 ± 1,3%, $n = 38$). Auf diesen Höchstwert der ersten Woche folgt mit Zunahme des Mutteralters stets eine Verschlechterung der Rate. In der vierten Woche sind die beiden Stämme statistisch nicht mehr deutlich zu trennen.

Die Gesamtrate (Larvenzahl bezogen auf sämtliche während des Lebens gelieferten Eier) erreicht für die H-Zuchten einen Mittelwert von 84,5% ($n = 28$), für die T-Zuchten 72,8% ($n = 26$). Die Analyse der „Nichtgeschlüpften" (Eier, die keine Larven geliefert haben) lässt sich schwer durchführen. Es liegen Untersuchungen von HADORN und ZELLER (1943) darüber

vor. Sie haben im Stichprobeverfahren die keine Nachkommen liefernden Eier in Karminessigsäure ausgepresst. Bei rund ein Viertel der Fälle zeigten sich Ansätze zur Embryonalentwicklung, der weitaus grössere Teil wurde aber als unbefruchtet registriert. In meiner Arbeit bin ich darauf nicht weiter eingetreten.

Eine Abweichung vom normalen Zustand der Eier trat beim H-Stamm in 19 von 61 Zuchten auf (Tab. 1). In diesen Fällen sind die gelegten Eier zu einem grossen Prozentsatz oder gesamthaft atypisch. Sie erscheinen gegenüber den normalen entweder glasig durchscheinend oder braun. Beide Eitypen liefern keine Larven. Der Männchenwechsel führte bei all diesen Zuchten keine Änderung herbei. Die Sektion der Ovarien zeigt, dass der Zustand der Eier schon bei der Bildung abnorm ist. Es scheint sich um eine charakteristische Eigenschaft gewisser H-Zuchten zu handeln; denn auch beim isogenen His-Stamm traten gleiche Erscheinungen auf (Tab. 3). Trotz sofortiger Gegenselektion war das Vorkommen von atypischen Eiern nicht auszumerzen. Solche schlechte Eier können von Weibchen mit grosser oder geringerer Fecundität geliefert werden. Eine genaue Strukturuntersuchung habe ich für diese pathologischen Ausnahmefälle nicht durchgeführt. Diese Zuchten sind für die Kurvenbilder und Mittelwertsberechnungen nicht verwertet worden, da diese Gelege nur kurze Zeit überprüft und alsdann als Spezialfälle ausgeschaltet wurden.

Um eine Übersicht über die Variabilität des Versuchsmaterials im Schlüpfratenverlauf zu geben, wird eine Gruppierung der Zuchten in verschiedene Kategorien vorgenommen. Diese Unterabteilungen jedes Stammes bezeichne ich als stammeigene Schlüpfratentypen, da sie in jeder Generation vertreten sind, sich also selektionsunempfindlich erweisen. Grundsätzlich besteht für jeden Stamm (H und T) ein recht grosser Streuungsbereich der Ratentypen, die Zusammenfassung zu verschiedenen Kategorien geschieht willkürlich und gestattet lediglich eine klarere Darstellung. Die einzelnen Fertilitätstypen stützen sich auf folgende Merkmale:

H-Stamm: Alle H-Zuchten zeichnen sich aus durch eine Schlüpfrate von 90—100% in den ersten beiden Wochen. Das Versuchsmaterial verhält sich aber insofern uneinheitlich, als ein

TABELLE 1. — *Gegenüberstellung der H- und T-Zuchten nach ihrem Verhalten in der Schlüpfrate.*

Fettgedruckte Zahlen = Verwertet in Kurvenbildern (Abb. 2 und 3).

Typen des H-Stammes		Typen des T-Stammes	
Kategorien	*n*	Kategorien	*n*
Anfangsrate 90—100% Ratenabfall 4. Woche .	**14**	Anfangsrate gegen 90% Ratenabfall 4. Woche .	**6**
Anfangsrate 90—100% Ratenabfall früh Ende 2., anfangs 3. Woche	**16**	Anfangsrate 80—90% Ratenabfall in der 3. Woche	**10**
Anfangsrate 80% 2. Woche 95% und später typisch H-Charakter . .	1	Anfangsrate gegen 80% oder tiefer, durchgehend tiefe Rate mit Schwankungen	**13**
Kurze Lebensdauer 12—17 Tage: durchgehend hoch, früher Abfall	5 3	Kurze Lebensdauer 12—17 Tage: 1. Woche 80—90%, Abfall früh Anfang unter 80%	6 8
Atypische Eier in Gelege .	19	Extrem kleine Eizahl . .	6
Annäherung an T-Charakter Rate nie 90%, immer tiefer als die andern H-Typen	2	Annäherung an H-Charakter Rate anfangs über 90%, immer höher als die T-Typen	4
Total Paare. .	60	Total Paare. .	53

verschiedenes Verhalten vom Ende der zweiten Woche an eintritt. Der Ratenabfall kann spät oder früh erfolgen.

T-Stamm: Hier ist vor allem der Anfangscharakter der Schlüpfrate bei den verschiedenen Zuchten verschieden. Versuchspaare des T-Stammes mit hoher Anfangsrate (erste Woche) verhalten sich ähnlich wie die H-Zuchten, indem ein früher oder später Ratenabfall eintritt.

Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Zusammenstellung des Versuchsmaterials. Als Ergänzung sind auch die für die Kurvenbilder unverwendbaren Zuchten eingegliedert (Abgabe von atypischen Eiern, sehr geringe Eiproduktion, abnorm kurze Lebensdauer des Weibchens).

In den nun folgenden Kurvenbildern (Abb. 2 und 3) sind die Einzeldaten der Versuchspaare zu Summenkurven zusam-

mengefasst. Dabei wird die Gruppierung nach den Ratentypen (Kategorien) beibehalten.

Schlüpfratentypen des H-Stammes (Abb. 2). — Bei 14 Paaren bleibt die Larvenschlüpfrate bis Ende der dritten Woche über 90% (Tagesdurchschnittskurve dünn ausgezogen). Vom 22. Legetag an sinkt die Tageskurve rasch, indem bei einigen Zuchten sehr schlechte Ratenwerte auftreten (Kurve 1).

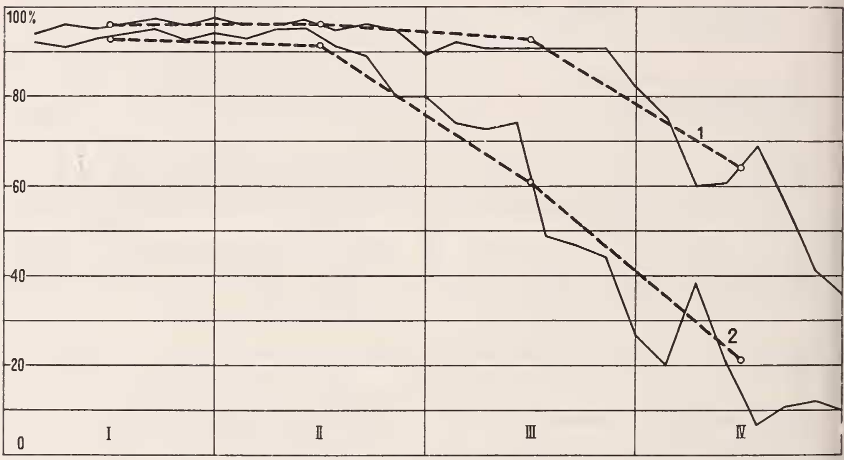


Abb. 2.

Schlüpfratentypen der H-Zuchten. Ordinate: Schlüpfrate in %; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve). 1 = 12 Paare mit spätem, 2 = 16 Paare mit frühem Ratenabfall.

16 Versuchspaare gehören dem zweiten Ratentypus an, bei dem der Fertilitätsabfall schon Ende der zweiten Woche beginnt (Kurve 2). Innerhalb der dritten Woche sinkt der Mittelwert auf 50—60%. Der vierte Wochenwert liegt extrem tief (21%). Es gibt Weibchen, die in dieser Zeit bei einer Schlüpfrate von 0—10% noch viele Eier legen. Für den Ratenverlauf hat die Zugabe eines jungen Männchens keinen Einfluss; nur in drei Fällen war eine vorübergehende Besserung der Rate festzustellen, die aber nach 2—3 Tagen sofort wieder zurückging (über die Bedeutung des Männchenwechsels siehe S. 188 und Hadorn und Zeller, S. 289).

Abbildung 2 zeigt deutlich den allgemeinen Charakter der H-

Typen. Allen H-Zuchten gemeinsam ist die durchgehend hohe Rate während der ersten zwei Wochen der Legezeit. Auf diesen ersten Lebensabschnitt mit durchaus einheitlichen Merkmalen folgt in der zweiten Lebenshälfte ein fächerförmiges Verteilen der Einzelraten auf der Kurvenskala. Der Streuungsbereich wird sehr gross, die Tageswerte verteilen sich auf die Spanne von 0—90%. Einen weitern Einblick in die individuelle Variabilität

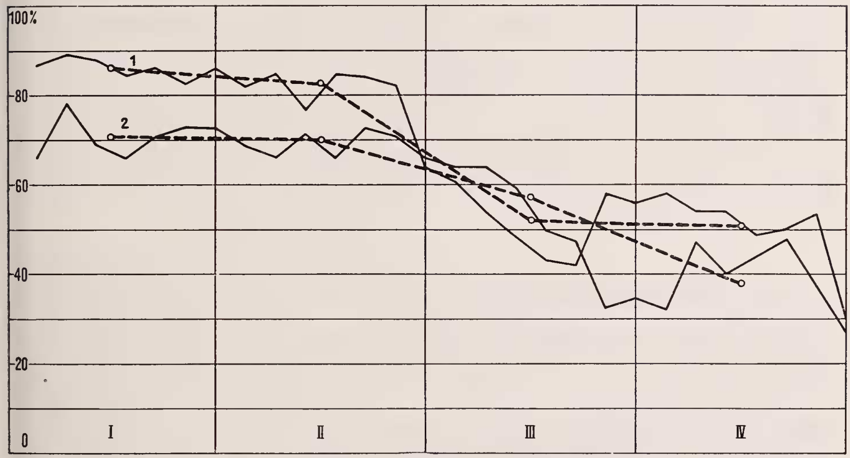


ABB. 3.

Schlüpfratentypen der T-Zuchten. Ordinate: Schlüpfrate in %; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve). 1 = 16 Paare mit relativ hohem, 2 = 13 Paare mit tiefem Ratenstart.

gestattet uns Tabelle 6 (S. 187), in der die Verteilung der vier Wochen-Durchschnittsraten auf Klassen mit je 10% Unterschied bezogen ist. Von der dritten Woche an streuen die 28 verwerteten Zuchtpaare über alle 10er Klassen.

Schlüpfratentypen des T-Stammes (Abb. 3). — Die in Tabelle 1 verzeichneten 16 Zuchten mit relativ hohem Ratenstart sind in Abbildung 3 zu einer Gruppe zusammengefasst. Die Tages-Durchschnittswerte liegen in der ersten Lebenshälfte zwischen 80 und 90% (Kurve 1). Davon verzeichnen sechs Paare an einzelnen Tagen eine Schlüpfrate von etwas über 90%; gelegentlich treten dabei grössere Schwankungen mit Tiefenzacken auf. Im Allgemeinen

wird von den „hochratigen“ T-Zuchten die *Grenze von 90% nicht überschritten.* Die Summenkurve repräsentiert also auch hier den allgemeinen individuellen Verlauf. In der zweiten Lebenshälfte folgt zunächst ein ziemlich starker Abfall der Rate, bedingt vor allem durch einige frühabfallende Versuchspaare. Für die dritte und vierte Woche wird die individuelle Variabilität grösser, die Durchschnittskurve verharrt aber auf der gleichen Höhe, ohne wesentlichen Fertilitätsabfall.

Der zweite Typus umfasst 13 Zuchten mit tieferem Start der Rate (Kurve 2). Bei diesen Versuchspaaren ist der Ratenverlauf während des ganzen Lebens ausgeglichener. Die Summenkurve entspricht dem Charakter der Einzelzuchten, verdeckt nur gelegentlich abweichende „Zacken“, die aber keiner Regelmässigkeit untergeordnet sind. Bei alternden Tieren dieser Gruppe ist nur eine geringe Ratenverschlechterung festzustellen.

c) *Stammspezifität.*

Eine Zusammenfassung der bisherigen Resultate findet sich in Tabelle 6, in der sowohl für die Fecundität wie für die Larvenschlüpfrate die Mittelwerte der vier Hauptlegewochen des H- und T-Stammes angegeben sind [1]. Die Überlegenheit des H-Stammes zeigt sich in Fecundität und Larvenschlüpfrate. Diese Aussage gilt in bezug auf die Schlüpfrate mit guter Sicherung nur für die ersten drei Wochen, da in der vierten Woche die individuelle Variabilität sehr gross wird. Der *altersbedingte Schlüpfratenabfall ist somit beim H-Stamm, sofern man ihn auf die Anfangsrate bezieht, stärker als beim T-Stamm* (Abb. 2 und 3, Tab. 2 und 6). Demgegenüber ist beim T-Stamm die Schlüpfrate grösseren täglichen Schwan-kungen unterworfen.

Diese Aussagen stützen sich auf die tägliche Gelegeprüfung von Einzelpaarzuchten *während 14 Inzuchtgeneratio-nen in strenger Selektion. Im Fertilitäts-charakter* hat sich in dieser Zeit *keine Veränderung gezeigt.* Als Belegbeispiel zu diesem Befund dient Tabelle 2 Sowohl für die Totaleizahl wie für die Wochen-Durchschnittsrate

[1] In einer vorläufigen Mitteilung habe ich (Reiff 1944) bereits die Haup-resultate bekanntgegeben.

sind die verwertbaren Versuchsresultate der Zuchten aus der 5./6. Generation denjenigen der 10./11. Generation gegenübergestellt. Die Daten beweisen die Unveränderlichkeit des Fertilitätscharakters, da die Mittelwerte, statistisch beurteilt, die gleichen geblieben sind.

TABELLE 2. — *Vergleich der Mittelwerte in Gesamteizahl und Schlüpfrate zwischen Zuchten der 5./6. Generation und 10./11. Generation.*

Versuche mit den Ausgangsstämmen H und T.

	H-Zuchten		T-Zuchten	
	5./6. Generation	10./11. Generation	5./6. Generation	10./11. Generation
Gesamteizahl	1710 ± 110	1602 ± 82	905 ± 59	907 ± 73
	%	%	%	%
Schlüpfrate				
1. Woche . .	93,7 ± 1,2	95,7 ± 0,9	78,7 ± 3,9	80,6 ± 1,9
2. Woche . .	93,0 ± 1,5	91,0 ± 2,2	73,1 ± 4,9	75,6 ± 2,2
3. Woche . .	80,3 ± 6,9	70,1 ± 8,1	58,4 ± 8,6	58,0 ± 5,1
4. Woche . .	49,2 ± 7,9	40,0 ± 7,9	27,2 ± 8,3	31,4 ± 9,1

Wie HADORN und ZELLER (1943, S. 259) ausgeführt haben, sind also „mit der H- und T-Gruppe zwei Fertilitätstypen mit erbkonstant unterschiedlichen Schlüpfraten ausgesondert worden".

Die Zusammenstellung der Resultate (Tab. 1) zeigt, dass von 41 Zuchten des H- und 43 Zuchten des T-Stammes nur 2 des ersteren und 4 des letzteren in die Variabilitätsbreite des andern Stammes hinübergreifen. Auf Grund dieser Befunde kann man von einer Stammspezifität sprechen. Wir verstehen darunter einen Fertilitätscharakter, dessen Variabilität durch gerichtete Selektion nicht verringert werden kann.

Als stammspezifische Merkmale für H und T gelten für alle weiteren Versuche: 1. Die Fecundität ist beim H-Stamm erheblich grösser als beim T-Stamm. 2. Der H-Stamm weist in den ersten drei Wochen des Weibchenalters eine statistisch gut gesicherte höhere Larvenschlüpfrate auf als der T-Stamm. In der

v i e r t e n W o c h e i s t d e r Z u s t a n d a u s g e g l i c h e - n e r u n d s c h w a n k t i n d i v i d u e l l j e n a c h d e r Q u a l i t ä t u n d V i t a l i t ä t d e s W e i b c h e n s .

2. Die isogenen Stämme His und Tis und ihre Fertilitätstypen.

a) *Herstellung der Stämme.*

Nachdem die Fertilitätsmerkmale der H- und T-Typen festgestellt waren, ging ich dazu über, die Arbeit auch mit genetisch vollkommen einheitlichem Material, also mit i s o g e n e n Z u c h t e n , als Parallele zu den H- und T-Stämmen zu ergänzen. In einzigartiger Weise eignet sich *Drosophila melanogaster* für den Aufbau solcher „homozygous stocks" (Muller 1936).

In einem Schema gebe ich eine kurze Zusammenfassung über die Art unserer Herstellung dieser Stämme:

H_1, H_2, etc. sei der doppelte Chromosomensatz eines Ausgangstieres mit postulierter Heterozygotie (je *a* oder *b*). In diesem speziellen Falle ist es ein Weibchen der H-Linie, also eine Wildform ohne besondere Kennzeichen im Phänotypus, nur mit charakteristischen Fertilitätsverhältnissen, die wahrscheinlich auf viele Gene in den verschiedenen Chromosomen zurückzuführen sind. Für die Kreuzungen werden nur die drei grossen Chromosomenpaare beachtet, nämlich das X-Chromosom (1) und die beiden grossen Autosomen 2 und 3. Dieses Weibchen kreuzt man mit einem Männchen, dessen zweites und drittes Chromosom durch dominante Faktoren markiert ist (Y = Y-Chromosom, S = Star, Cy = Curly, D = Dichaete).

$$♀ = \frac{H_1 a}{H_1 b}\,\frac{H_2 a}{H_2 b}\,\frac{H_3 a}{H_3 b} \times \frac{+}{y}\,\frac{S}{Cy}\,\frac{D}{+} = ♂$$

$$\downarrow$$

$$F_1: \quad \frac{H_1 a}{y}\,\frac{H_2 b}{S}\,\frac{H_3 b}{D} \times \frac{Cl\,B}{+}\,\frac{Cy}{+}\,\frac{In\,3R\,Sb}{+} = ♀$$

gleiches Männchen

$$\downarrow$$

$$F_2: \quad \frac{H_1 a}{y}\,\frac{H_2 b}{S}\,\frac{H_3 b}{D} \times \frac{Cl\,B}{H_1 a}\,\frac{Cy}{H_2 b}\,\frac{In\,3R\,Sb}{H_3 b} = ♀$$

$$\downarrow$$

$$\boxed{\frac{H_1 a}{H_1 a}\,\frac{H_2 b}{H_2 b}\,\frac{H_3 b}{H_3 b}}$$

In F_1 ist nur noch e i n e H-Chromosomengarnitur vorhanden (bei freier Kombination der *a*- und *b*-Elemente); die homologen 2. und 3. Chromosomen tragen dominante Markierungsgene. Ein so konsti-

tuiertes Männchen (ohne Crossing over!) wird nun für die weiteren Kreuzungen mit einem Weibchen aus einem separat hergestellten Stamm zusammengebracht, bei dem für die Chromosomen x, 2, 3 wiederum dominante Markierer und zugleich Crossing over-Unterdrücker enthalten sind (C = Crossing over-Unterdrücker (Inversion), l = Letalfaktor, B = Bar, Cy = Curly, In 3R = Inversion, Sb = Stubble). Unter den Nachkommen der zweiten Kreuzung (F_2) gibt es nun solche, die in allen drei Chromosomenpaaren einmal je ein Chromosom mit den H-Genen, dazu im homologen Chromosom je das Markierungsgen und damit auch den Unterdrücker für das Crossing over besitzen. Ein Weibchen mit einem solchen Chromosomensatz wird aus den Phänotypen ausgesucht und mit dem gleichen Männchen, das schon vorher als Vater verwendet wurde, in einer neuen Zucht gepaart. Unter den 48 möglichen Kombinationen muss es Tiere geben, die wieder den Phänotypus der Wildform zeigen. Diese Fliegen besitzen jetzt von der väterlichen und mütterlichen Seite her identische Chromosomen. Das bedeutet nun, dass jedes Gen eines Chromosoms im gleichen Allelzustand auch im homologen Chromosom vorhanden ist. Der neue Stamm ist damit isozygot oder isogen.

Als Ausgangsmaterial für diese Kreuzungen entnahm ich der zehnten Generation der H-Linie 20 Weibchen. Da jedes Weibchen einen eigenen Genotypus besitzt, der sich im isogenen Stamm verschieden auf die Fertilität auswirken könnte, war die Einzelzucht und die parallele Durchführung einer grösseren Anzahl von Kreuzungen nötig.

Die neu entstandenen isogenen H-Tiere werden in der bereits angegebenen Weise sofort auf ihre Fertilitätskomponenten geprüft. Die sich für die Zuchten mit H-Charakter eignenden Paare werden als Stämme angesetzt und weitergezogen. Die Selektion bezieht sich, wie bei den ursprünglichen Stämmen, auf die Merkmale: hohe Eizahl und hohe larvale Schlüpfrate. Der isogene H-Stamm trägt die Bezeichnung His.

Analog gestaltet sich die Herstellung des isogenen Stammes aus der zehnten Generation der T-Linie. Die Selektion gründet sich hier auf die Merkmale: mittlere Eizahl und mittlere oder früh abfallende larvale Schlüpfrate. Der isogene T-Stamm wird mit Tis bezeichnet.

b) *Allgemeine Merkmale der isogenen Stämme.*

Die P- und F_1-Generation der neuen Stämme werden für die Besprechung der Ergebnisse nicht verwendet, da es sich um „Anfangszuchten" handelt, die erst weiter in der Selektion geprüft werden mussten. Von F_2 an sind während zehn aufeinanderfolgenden Inzucht-Generationen zusammen 120 His- und Tis-Einzelzuchten beobachtet worden. Tabelle 3 gibt eine Übersicht der

dabei auftretenden Typen und der zusammenfassenden Mittelwerte.

Mit guter statistischer Sicherheit sind wieder die deutlichen Unterschiede der beiden Stämme in Fecundität und larvaler Schlüpfrate aufgetreten. Die Gruppierung nach frühem und

Tabelle 3. — *Übersicht über das Versuchsmaterial der isogenen Stämme.* Gegenüberstellung der Mittelwerte und Gruppierung der His- und Tis-Zuchten.

Fettgedruckte Zahlen = verwertet in Kurvenbildern (Abb. 5 und 6).

Typen des His-Stammes		Typen des Tis-Stammes	
Mittelwerte	*n*	Mittelwerte	*n*
Weibchenalter 28,5 ± 1,25	52	Weibchenalter 22,5 ± 0,9.	44
Gesamteizahl 1018,0 ± 61,7	43	Gesamteizahl 518,0 ± 30,7.	43
Anfangsrate 3.—5. Tag 92,8 ± 0,7.	48	Anfangsrate 3.—5. Tag 62,3 ± 3,3.	39
Kategorien	*n*	Kategorien	*n*
Anfangsrate 90—100% Ratenabfall 4. Woche .	**16**	Anfangsrate 80—90% Ratenabfall deutlich . .	**8**
Anfangsrate 90—100% Ratenabfall 2./3. Woche.	**9**	Anfangsrate 50—70% durchgehend tief	**20**
Anfangsrate über 90% grosse Schwankungen .	**13**	Schwankungen der Rate aber T-Charakter. . . .	**7**
Kurze Lebensdauer durchgehend hoch . . . früher Abfall	 4 4	Kurze Lebensdauer 1. Woche 80—90%, Abfall durchgehend tief	 3 7
Atypische Eier in Gelege .	13	Extrem kleine Eizahl oder abnorm tiefe Rate . .	6
Annäherung an Tis-Charakter. Rate nie 90%, immer tiefer als die His-Typen.	4	Annäherung an His-Charakter. Rate anfangs über 90%, immer höher als die Tis-Typen	6
Total Paare .	63	Total Paare .	57

spätem Ratenabfall konnte auch beim His-Stamm durchgeführt werden. Der Tis-Stamm zerfällt wieder in Typen mit relativ hoher und tiefer Anfangsrate. Daraus ersieht man, dass bei den isogenen Zuchten im grossen und ganzen die gleichen Typen auftreten wie bei den ursprünglichen Stämmen. D a s Z u c h t m a t e r i a l d e r H - u n d T - S t ä m m e w a r a l s o f ü r d i e g e n o - t y p i s c h e n G r u n d l a g e n d e r S c h l ü p f r a t e d u r c h d i e S e l e k t i o n s c h o n w e i t g e h e n d i s o z y g o t g e w o r d e n . Auch hier weisen nur wenige Ausnahmefälle des einen Stammes den Charakter des andern Stammes auf (bei His 4, bei Tis 6 Zuchten; vergl. Tab. 1 und 3). Aus den Mittelwerten (Tab. 3) ist zu ersehen, dass die unterscheidenden Merkmale noch verschärft sind. Die Tis-Weibchen leben weniger lang als die His-Weibchen. Die Eiproduktion ist bei beiden Stämmen geringer, behält aber ungefähr das gleiche Verhältnis von 2 : 1 bei. Die Anfangsrate liegt bei His auf dem gleichen Niveau wie beim H-Stamm, während bei Tis dieselbe um 20% reduziert ist.

c) *Fecundität.*

Vergleicht man die Fecunditätskurven in Abbildung 1 und 4, so fällt auf, dass die Eiproduktion bei den isogenen Stämmen stark reduziert ist. Es gibt hiefür zwei Erklärungsmöglichkeiten: Entweder war das Zuchtmaterial in bezug auf die Fecunditätsfaktoren trotz der Selektion noch genetisch uneinheitlich, oder es ist bei den Auskreuzungen für die isogenen Stämme zufällig eine fecunditätsabschwächende Kleinmutation ausgelesen worden.

Variabilität beim His-Stamm (Abb. 4). — Vereinzelte His-Weibchen produzieren in der ersten Legewoche gegen 100 Eier pro Tag. Die Mehrzahl legt aber in der optimalen Legezeit nur 60—70 Eier täglich. Oft schwanken die Eizahlen der ersten zehn Tage zwischen 20 und 40. Die individuelle Variabilität ist also sehr gross. In der zweiten Lebenshälfte liegen alle Tageswerte zwischen 0 und 30. Die His-Eiproduktionskurve liegt also durchgehend tiefer als beim H-Stamm, der annähernd lineare Verlauf der Tages- und Wochenkurven wird jedoch beibehalten.

Variabilität beim Tis-Stamm (Abb. 4). — Die Tis-Fecunditätskurve erreicht am dritten Lebenstag der Weibchen ihr Maximum, nachher fällt sie stetig ab. Die höchste Produktion von einigen

Weibchen beträgt 80 Eier pro Tag. Meistens werden aber in der optimalen Legezeit nur 30—60 Eier gelegt. Die Grenze der Einzelwerte der ersten Woche liegt etwa bei 70, in der zweiten Woche reicht sie noch bis 50 Eier. Von der dritten Woche an werden höchstens noch 30 Eier pro Tag gelegt. Viele Weibchen legen vom 18. oder 20. Lebenstag an keine Eier mehr, leben aber noch mindestens eine Woche lang. Somit liegt der vierte Wochenwert sehr tief. Von 61 Zuchten haben 8 Weibchen vom Beginn der Lege-

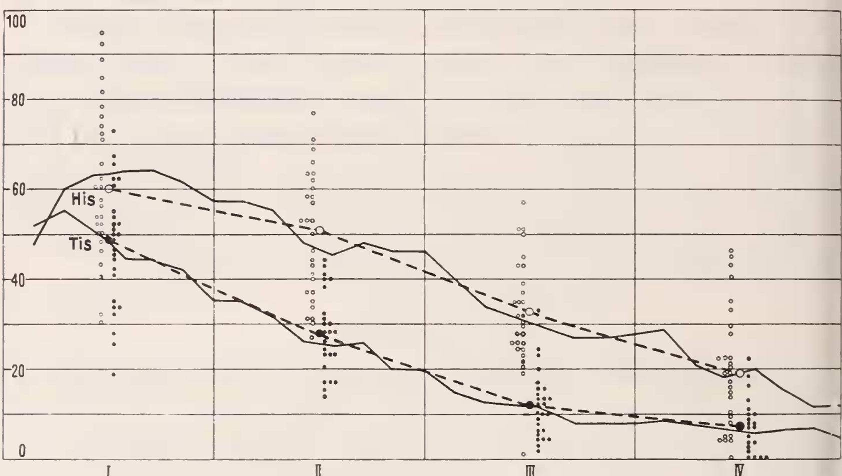


ABB. 4.

Fecundität der His- und Tis-Zuchten. Ordinate: Eizahl-Werte; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve). His = 28 Paare (Wochenmittelwerte für Einzelzucht = kleine Kreise); Tis = 26 Paare (Wochenmittel für Einzelzucht = kleine Punkte).

tätigkeit an nur 10—20 Eier pro Tag geliefert, auch ihre Schlüpfrate war extrem schlecht (Tab. 3). Diese Beobachtungsserien wurden für die Kurven nicht verwendet.

Im Vergleich zur Fecunditätskurve des T-Stammes liegt diejenige des Tis-Stammes durchgehend tiefer, wobei aber wieder der lineare Charakter beibehalten wird.

d) *Schlüpfrate.*

Ratentypen beim His-Stamm (Abb. 5). — 16 Paare der „langlebigen" und normale Eier legenden His-Zuchten zeigen im Schlüpf-

raten-Verlauf den Fertilitätsabfall erst Ende der dritten oder anfangs der vierten Woche (Kurve 1). Dieser Typus entspricht also der guten H-Gruppe in Abbildung 2. Ein ähnlicher Fertilitätstypus mit frühem Ratenabfall, wie er auch für den H-Stamm gilt, ist für 9 His-Paare in Abbildung 5 aufgezeichnet (Kurve 2). In der ersten Woche tritt der H-Typus stark hervor, schon von der zweiten Woche an zeigen jedoch mehrere Weibchen eine schlechte Rate. Von der dritten Woche an werden meist noch recht viele Eier

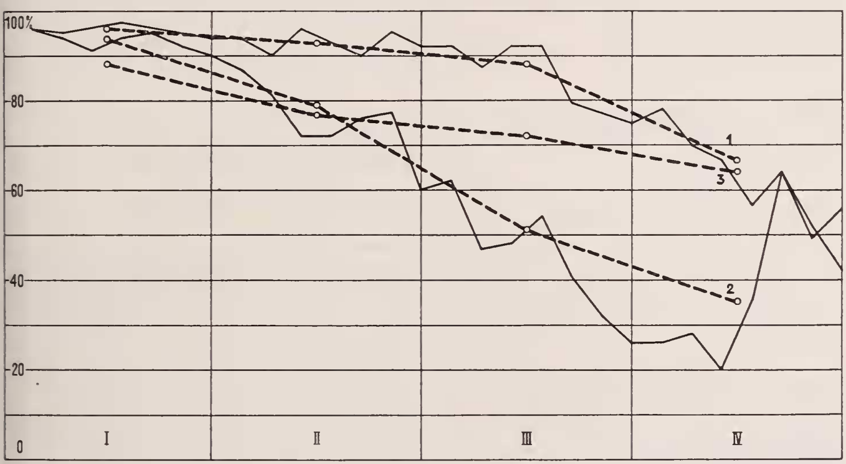


Abb. 5.

Schlüpfratentypen der His-Zuchten. Ordinate: Schlüpfrate in %; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve). 1 = 16 Paare mit spätem; 2 = 9 Paare mit frühem Ratenabfall; 3 = 13 Paare mit Schwankungen der Rate.

geliefert, aber die Schlüpfrate liegt bei mehreren Zuchten schon um 0%. Dies hat zur Folge, dass der vierte Wochenwert tiefer liegt als beim Tis-Stamm. Die Faktoren, die den H-Charakter dieser Kategorie bestimmen, sind jedoch Anfangsrate und Eiproduktion.

Es ergibt sich die Notwendigkeit, 13 His-Paare zu einem dritten Typus zusammenzufassen (Kurve 3). Bei diesen Zuchten treten während der zweiten oder dritten Woche in der Schlüpfrate „Tiefenzacken“ auf. Die Rate kann plötzlich um 50—80% fallen und während 2—3 Tagen auf sehr tiefen Prozentwerten verbleiben, um nachher sprunghaft wieder die vorherige Höhe zu erreichen. Durch diese Schwankungen erhalten selbstverständlich die Durchschnitts-

werte eine starke Senkung. In Abbildung 5 ist für diese Gruppe nur die Wochenkurve eingezeichnet.

Als Abnormitäten (13 von 68 Fällen) sind die gleichen abnormen Eitypen in verschiedenen Generationen wieder aufgetreten, wie sie sich schon beim H-Stamm zeigten (S. 164).

Ratentypen beim Tis-Stamm (Abb. 6). — Gegenüber dem T-Stamm ist bei den isogenen Tis-Zuchten die Rate mehrheitlich etwas verändert. Während den Versuchen zeigte sich bei 27 Weib-

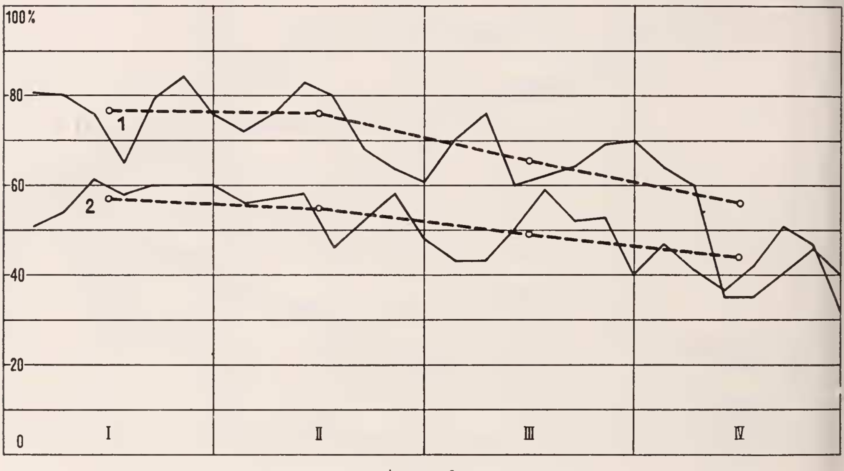


Abb. 6.

Schlüpfratentypen der Tis-Zuchten. Ordinate: Schlüpfrate in %; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve). 1 = 15 Paare mit relativ hohem; 2 = 20 Paare mit tiefem Ratenstart.

chen vom Beginn bis zum Ende des Lebens eine durchschnittliche Rate zwischen 45 und 60% (Summenkurve für 20 Zuchten). Ein deutlicher Fertilitätsabfall lässt sich nicht feststellen. Die Tages-Einzelwerte weisen einen recht breiten Streuungsbereich (20—75%) auf, der sich mit zunehmendem Mutteralter nicht wesentlich verändert. Nur bei einzelnen Weibchen sinkt die Rate früh auf 0%. Durch den Ausfall einiger Weibchen mit kürzerer Lebensdauer ist die Rate der vierten Woche statistisch wenig sicher; sie erscheint zu hoch (Kurve 2). Neu ist bei diesem Tis-Typus der tiefe Start der Schlüpfrate, der beim ursprünglichen T-Stamm nie einen solch grossen Unterschied zum Hoch-Fertilitätstypus aufwies.

Abbildung 6 zeigt den Raten-Verlauf einer weiteren Tis-Gruppe, bei der die Rate in den ersten zwei Wochen relativ hoch ist (Kurve 1). Sie übersteigt an einzelnen Tagen 90%, doch kommen dazwischen immer wieder tiefere Werte vor. Dadurch erklärt sich der zackige Charakter der Tageskurve. Die Wochenmittelwerte liegen um 75% in der ersten und um 60% in der zweiten Lebenshälfte.

Wie zu erwarten war, hat sich bei den vorliegenden Versuchen der Fertilitätscharakter der isogenen Stämme während zehn Selektions-Generationen als stammspezifisches Merkmal unverändert erhalten.

3. Der *lgl/Cy*-Fertilitätstypus.

a) *Einführung.*

Zur Gewinnung von Vergleichsmaterial zu den Laboratoriums-Wildstämmen und wegen der Verwertung in den Transplantationsexperimenten wurde noch der balancierte Letalfaktorenstamm *lgl/Cy* [1] auf die beiden Fertilitätskomponenten geprüft. Dieser Stamm ist ebenfalls schon von Hadorn und Zeller (1943) untersucht worden.

Der *lgl*-Faktor wird im Stamm mit dem Faktor *Cy* kombiniert. *Cy* selbst ist im homozygoten Zustand ein Letalfaktor, und zudem für das zweite Chromosom ein Crossing over-Unterdrücker, da er mit Inversionen verbunden ist. Die *lgl/lgl*-Tiere wachsen zu grossen Larven heran, sterben aber vor der Verpuppung (Hadorn 1940). Entsprechend der Genkonstitution können also bei diesen Zuchten (es wird jeweils ein Paar von *lgl/Cy*-Fliegen geprüft) nur die 50% *lgl/Cy*- und 25% *lgl/lgl*-Nachkommen schlüpfen. Es ist also eine maximale Schlüpfrate von 75% zu erwarten (siehe Abb. 7 die Grenzmarkierung). Die *Cy/Cy*-Nachkommen sterben bei unseren Stämmen als kleine fertig ausgebildete Lärvchen noch innerhalb der Eihülle. Nur wenigen gelingt es — besonders wenn das Muttertier noch jung ist — aus der Eihülle zu schlüpfen, wobei sie sich aber nicht weiter entwickeln. Der *Cy*-Faktor bewirkt diese Letalität und trifft die sensiblen Phasen des Eischlüpfaktes oder der ersten Funktionen des Larvenlebens.

b) *Merkmale des lgl/Cy-Typus.*

Die Lebensdauer der vollwertigen *lgl/Cy*-Zuchten entspricht ungefähr derjenigen der H-Tiere. Als Mittelwert für das

[1] *lgl* = lethal giant larvæ; Locus: 2 — 0,0 ±. *Cy* = Curly; Locus: 2—8,5 ± mit Inversionen 2L und 2R.

Weibchenalter gelten 30,8 ± 1,6 Tage. Die Fecundität weist eine recht grosse Höhe auf. Die durchschnittliche Gesamteizahl pro Weibchen liegt um 1850 ± 95 Eier. In der ersten Lebenswoche sind Tageseizahlen von 120—130 Eier zu verzeichnen. Auch die zweite und dritte Woche weisen noch Tageseizahlen von 70—90 auf. Während der vierten Lebenswoche können diese Werte noch bei einzelnen Weibchen erhalten bleiben, meist sinken sie aber bedeutend. Sehr vitale Weibchen legen bis zum 35. Lebenstag recht viel Eier. Zu diesem langanhaltenden hohen Stand der Ei-

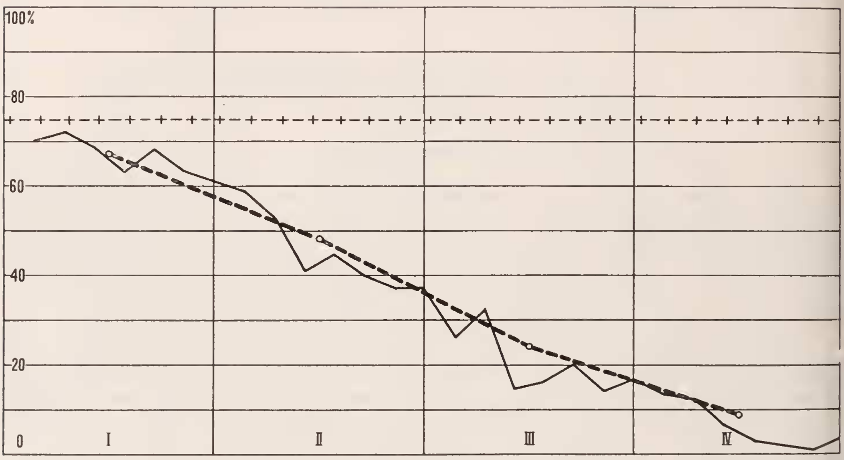


Abb. 7.

Schlüpfratenverlauf der *lgl/Cy*-Zuchten. Ordinate: Schlüpfrate in %; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve) für 14 Zuchten. Schlüpfratengrenze von 75% ist markiert.

produktion läuft jedoch das Verhalten der Schlüpfrate nicht parallel (Abb. 7). Auf einen maximal hohen Start der Larvenschlüpfrate (75—80%) folgt schon innerhalb der ersten Woche ein leichter Rückgang. Die Streuung der Einzeldaten bleibt aber noch zwischen 55 und 75%. Mit zunehmendem Alter erfolgt ein kontinuierlicher Abfall der Rate. In der zweiten Woche ist die Streuung recht gross, sie erstreckt sich über 50—60%. Die dritte Woche ist charakterisiert durch eine Ansammlung der Einzelwerte im unteren Drittel der Prozentwerte. Die Einzeldaten der vierten Woche liegen extrem tief. Dieser eindeutige lineare Abfall kann nicht aufgehalten

werden durch wöchentliche Zugabe von jungen Männchen — eine Tatsache, die von Hadorn und Zeller erstmals an diesem Stamm festgestellt wurde.

Der *lgl/Cy*-Stamm repräsentiert einen vollständig neuen Schlüpfratentypus. Nach maximal hohem Start setzt sofort ein kontinuierlicher Ratenabfall ein. Unterschiede in der Stärke des Abfalles, wie sie bei den H- und His-Einzelzuchten auffallen, bestehen hier nicht. Innerhalb der geringen stammeigenen Variabilität laufen alle Wertserien der Einzelzuchten parallel.

4. Morphologische Untersuchungen.

Um über die Fecunditätsunterschiede weitere Aufschlüsse zu erlangen, habe ich die beiden Stämme H und T auch in morphologischer Hinsicht untersucht. Bei den Weibchen geben Vergleichsmessungen in bezug auf Gewicht und Ovariengrösse wertvolle Anhaltspunkte.

Um Umwelteinflüsse möglichst auszuschalten, werden genau gleiche Zuchtbedingungen eingehalten. Aus einem 36 Stunden alten Massenzuchtgelege werden je 60 Larven (männlich und weiblich) des H-, resp. T-Stammes in eine frische Futterschale umgesetzt. Diese Zuchtschale (Durchmesser = 14 cm) wird vorher mit 100 ccm Mais-Agar-Futter ausgegossen und die Futteroberfläche mit 6 Tropfen Hefelösung überstrichen. Die Tiere bleiben bis zur Vollendung der Imagoentwicklung unter möglichst konstanter Temperatur (24,5 ± 0,5° C.) in der Schale.

a) *Gewichtsverhältnisse.*

Für diese Untersuchungen diente eine Mikro-Waage mit Empfindlichkeit 1/100 mg. Bei den Eiern sind keine Gewichtsunterschiede festzustellen; 10 Eier des H- oder T-Stammes wiegen 7,5—7,9 mg (je 10, 20, 30, etc. Eier gewogen, n = 20 Ablesungen).

Für die Imagines sind zwischen den Stämmen Gewichtsdifferenzen charakteristisch. Die Fliegen werden unter optimalen Zuchtbedingungen gehalten (pro Flasche 15 Paare), vom ersten Lebenstag an in Abständen von 5 zu 5 Tagen gewogen und in neue Flaschen umgesetzt.

Aus Tabelle 4 kann man ersehen, dass im Zeitpunkt der maximalen Eiproduktion (4.—10. Tag) das Weibchengewicht allgemein am grössten ist. In dieser Zeitspanne sind die Ovarien am grössten, was sich auf das Körpergewicht auswirkt. Ferner weisen die Tiere beider Geschlechter des T-Stammes während des ganzen Lebens

Tabelle 4. — *Gewichtsverhältnisse von H- und T-Imagines in verschiedenem Alter.*

Körpergewicht in 1/100 mgr	H-Stamm				T-Stamm			
	Weibchen	n	Männchen	n	Weibchen	n	Männchen	n
1. Lebenstag	108 ± 1,6	30	76 ± 0,9	30	124 ± 2,3	30	82 ± 0,4	30
5. Lebenstag	136 ± 2,4	29	69 ± 1,3	28	149 ± 1,5	28	85 ± 0,9	27
10. Lebenstag	120 ± 1,6	25	71 ± 0,9	22	155 ± 2,7	26	87 ± 1,0	22
15. Lebenstag	120 ± 1,9	19	70 ± 0,9	17	133 ± 0,6	20	87 ± 1,7	18
20. Lebenstag	125 ± 1,6	13	70 ± 0,6	11	144 ± 2,4	12	89 ± 1,3	10

grösseres Körpergewicht auf als die parallel geführten H-Tiere. Wir haben nun festgestellt, dass beim H-Stamm die Verpuppung 12—18 Stunden früher erfolgt als beim T-Stamm, dementsprechend wird auch die Schlüpfreife früher erreicht. Da die T-Fliegen als Larven ca. ½ Tag länger leben und wahrscheinlich in der Fressperiode mehr Futter zu sich nehmen, könnte das Mindergewicht der H-Tiere in ihrer kürzeren Larven-Lebenszeit begründet sein.

b) *Ovargrössen.*

Ein Vergleich zwischen Längen- und Breiten-Durchmesser der Ovarien bei beiden Stämmen ermöglicht keine genauen Aussagen. Die Grösse der Ovarien ist jeweils vom momentanen Zustand und der Zahl der sich im Reifungsprozess befindenden Eier abhängig. Von den Messungen, die bei 5—6 Tage alten Weibchen mit dem Zeichenapparat durchgeführt wurden, seien lediglich folgende Mittelwerte erwähnt:

H-Weibchen ($n = 72$):

Ovarlänge	in $^1/_{1000}$ mm	1276 ± 7,7
Ovarbreite	,, ...	808 ± 6,9

T-Weibchen ($n = 68$):

Ovarlänge	in $^1/_{1000}$ mm	1238 ± 0,8
Ovarbreite	,, ...	765 ± 8,6

Die Tatsache, dass bei den H-Ovarien die Breite grössere Werte aufweist als bei den T-Ovarien, führte mich zur Prüfung der Eischlauchzahl. Für diese Untersuchungen wurden die

Ovarien in Ringerlösung herauspräpariert und die feinen Endfäden der Eiröhren mit Nadeln freigelegt und gezählt.

Es ist bekannt (Dobzhansky 1924, Geigy 1931, Gleichauf 1936, Geigy und Aboim 1944), dass die Ovariolenzahl eines Stammes stets eine beträchtliche Variabilität aufweist. Es werden Zahlen von 10—21 Ovariolen pro Ovar angegeben. Bei meinen Hauptstämmen habe ich nun folgende Zahlenverhältnisse angetroffen (rund 150 Untersuchungen): T-Stamm 12—20, H-Stamm 16—26, *lgl/Cy*-Stamm 18—30 Ovariolen pro Ovar. Es zeigt sich also, dass beim T-Stamm mit der geringsten Eiproduktion auch die kleinste Zahl von Ovariolen anzutreffen ist. Noch besser ist dies aus der Gegenüberstellung der Mittelwerte der Ovariolenzahl pro Weibchen in Tabelle 5 ersichtlich.

Überraschend ist die Feststellung, dass sowohl beim H-Stamm, wie auch beim T-Stamm, abgesehen von zwei Fällen, die auf Beobachtungsfehlern beruhen könnten, stets gerade Zahlen in der Ovariolenzahl auftreten (rund 100 Untersuchungen). Beim *lgl/Cy*-Stamm besteht diese strenge Bindung an gerade Zahlen nicht, obwohl eine deutliche Bevorzugung gerader Werte auffällt. Dagegen scheint festzustehen, dass bei Auftreten von ungeraden Zahlen stets beide Ovarien eines Tieres solche Werte besitzen, sodass die Gesamtzahl der Eischläuche eines *lgl/Cy*-Tieres doch eine gerade ist. Da die Variabilität in der Ovariolenzahl recht bedeutend ist, führe ich für die beiden Grundstämme eine detaillierte Aufstellung an, aus der die Häufigkeit der einzelnen Ovariolenzahlen zu ersehen ist:

Ovariolenzahl	12	14	16	18	20	22	24	26
	Anzahl der Fälle							
T-Weibchen								
Ovar links	1	6	12	21	9	1		
Ovar rechts	3	10	15	15	7			
H-Weibchen								
Ovar links			2	8	16	16	4	5
Ovar rechts			6	11	14	13	4	3

Den untersuchten Stämmen ist also gemeinsam (Tab. 5), dass jeweils pro Tier eine gerade Zahl von Ovariolen erreicht wird. Offenbar hängt dies mit frühembryonalen Teilungen der Polzellen zusammen. Die Verteilung der Polzellen würde nach diesen Befunden nicht immer gleichwertig nach beiden Seiten des Tieres stattfinden. Gleich grosse Ovarien eines Weibchens (rechtes und linkes Ovar gleiche Eischlauchanzahl) treten nur in ca. ein Viertel bis ein Drittel der untersuchten 140 Fälle auf. Nach den gemachten Feststellungen ist allgemein die linke Seite bevorzugt.

Tabelle 5. — *Variabilität der Ovariolenzahl und Vergleich der morphologischen Daten mit Gesamteizahl.*

	T-Stamm	H-Stamm	*lgl/Cy*-Stamm
Variabilität in Ovariolen-Zahl pro Weibchen	26 — 40	32 — 52	38 — 54
Zahl links grösser	48%	45%	52,5%
» rechts grösser	26%	24%	20 %
» gleich gross	26%	31%	27,5%
Mittelwert der Ovariolen-Zahl pro Weibchen	34 ± 0,57 $n = 50$	41 ± 0,62 $n = 51$	46 ± 0,66 $n = 40$
Gesamt-Eizahl	783 ± 64,4	1561 ± 77,8	1850 ± 95

Huettner (1923) hat die Bildung der Polzellen genau untersucht. Er spricht von 5—11 im hintern Polplasma entstehenden Polzellen, die sich nun vom Ei separieren und einen eigenen Teilungsrhythmus erhalten. Poulson (1937) verfolgt das Schicksal der Polzellen weiter. Er kann ihr Einwandern im hintern Fünftel des Eies feststellen. Nach der Invagination der Pol- oder Keimzellen gelangen diese in die Region des Mitteldarmes. Hier sind sie noch frei, lassen sich aber nur schwierig von den Entodermzellen unterscheiden. Geigy (1931) hat die gleiche Feststellung gemacht. Bald darauf werden die Keimzellen von Mesoderm umgeben und nach kurzer Zeit sind separate Gonaden gebildet. Poulson hat keine

Zwischenstadien finden können, und auch über die Verteilung der Polzellen auf rechte und linke Körperhälfte fehlen die Angaben. Geigy (1931) kann über diese schwierig zu verfolgenden Vorgänge auch keine weiteren Aussagen machen.

Die UV-Bestrahlung (Geigy 1931, 1944) hat ergeben, dass die Polzellen vor allem für die Bildung der Ei- und Nährzellen in den Ovariolen verantwortlich sind. Die Eischläuche selbst können scheinbar vom Mesoderm selbst gebildet werden, unterstehen aber wahrscheinlich einem induzierenden Einfluss der Polzellen. Geigy hat festgestellt, dass polzellenlose Ovarien 6—16, normale Ovarien 16—21 Ovariolen besitzen. Aus diesem Grunde nehmen wir an, dass die Variabilität in der Ovariolenanzahl und vor allem die geradzahligen Verhältnisse mit den frühembryonalen Teilungen und Wanderungen der Polzellen in Zusammenhang stehen.

c) *Ovargrösse und Leistung.*

Die Mittelwerte der Ovariolenzahl (Tab. 5) lassen klar erkennen, dass den Stamm-Unterschieden in der Eiproduktion morphologische Verschiedenheiten zugrunde liegen. Diese Unterschiede im Ovarbau reichen jedoch nicht aus zur Erklärung der Eizahl-Unterschiede. Wenn wir nämlich die Gesamteizahl durch die Ovariolenzahl teilen, so erhalten wir stark verschiedene Produktionsraten pro Ovariole und pro Fertilitätsperiode. Es liefert ein T-Eischlauch 23 Eier, ein H-Eischlauch 38 Eier und ein *lgl/Cy*-Eischlauch 40 Eier. Somit erfolgt die Eibildung in den Ovariolen der verschiedenen Stämme mit unterschiedlicher Geschwindigkeit.

5. Diskussion der Ergebnisse.

Unsere exakte Methodik der täglichen Prüfung von Fecundität und Larvenschlüpfrate an Einzelpaarzuchten der beschriebenen Selektionsstämme ermöglicht eine statistische Beurteilung allgemeiner Fertilitätsprobleme.

a) *Vergleich der Stämme.*

Die Versuchsanordnung ist in allen Einzeluntersuchungen dieses Kapitels so gehalten worden, dass der Einfluss des Männchens in

optimalen Zuständen registriert werden konnte. Stets sind die beiden Geschlechter desselben Genotypus gepaart worden. Dadurch erhielt man die Möglichkeit, die stammspezifische Variabilität der Fertilitätskomponenten (Fecundität und larvale Schlüpfrate) zu erfassen.

Die Fecunditätsprüfung stellt die quantitative Leistung der Weibchen in den Vordergrund (Grösse der Eiproduktion). Die Schlüpfratenprüfung ermittelt die qualitative Leistung in der Fertilität („Güte" der Eier, die die Grösse der Nachkommenzahl bedingt). Als übergeordneter Faktor beeinflusst das Alter des Muttertieres beide Fertilitätskomponenten und zwingt ihnen eine gesetzmässige Dynamik auf. Stets ist mit zunehmendem Mutteralter für das quantitative und qualitative Verhalten der Fertilität eines Stammes ein charakteristischer Abfall von einem in der Jugend erreichten stammspezifischen Höchstwert festzustellen.

Die Höchstwerte, besonders aber der altersbedingte Fertilitätsabfall, weisen eine recht grosse Variabilitätsbreite auf. Die Verschlechterung kann rasch oder aber erst allmählich erfolgen; sie kann entweder speziell für die Fecundität oder für die Rate eintreten. Eine strenge zeitliche Korrelation im Abfall von Eizahl und Schlüpfrate besteht für die untersuchten Stämme nicht. Tabelle 6 gibt eine Übersicht über die Variabilität in Eiproduktion und Schlüpfrate bei den verschiedenen Stämmen während der vier Lebenswochen. Für alle weiteren Versuche ist wichtig, die Grösse der Variabilität jedes Genotypus festzulegen. Es ist daher in Tabelle 6 die parallele Aufzeichnung des Mittelwertes mit seinem mittleren Fehler und die Schlüpfratenstreuung der Einzelzuchten berücksichtigt worden. Auf diese Art ist die Überlappung der Streuungsbreite in der Schlüpfrate bei alternden Weibchen verschiedener Genotypen besser ersichtlich. (Für die Fecundität siehe Abb. 1 und 4 mit der Wochenwertstreuung.) Innerhalb der charakteristischen Variabilität sind die Unterschiede zwischen den Hauptstämmen (H oder His gegenüber T oder Tis) in den ersten drei Wochen deutlich gesichert. Jeder Genotypus vertritt einen spezifischen und variabilitätskonstanten Fertilitätstypus in Fecundität und Larvenschlüpfrate.

Die Güte der Gesamt-Fertilität eines Stammes lässt sich erst durch Kombination aller angeführten Faktoren beurteilen. Zu solchen Vergleichszwecken kann man die beiden Fertilitätskomponenten als bestimmende Grössen stammtypischer Flächen auffassen. Die quantitative Fertilitätskomponente als absoluter Wert der

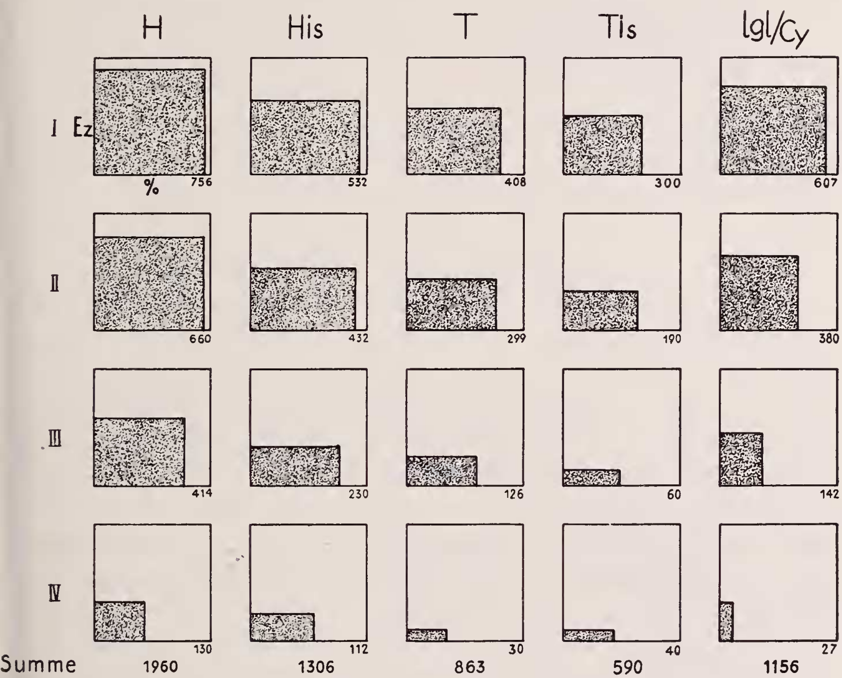


ABB. 8.

Vergleich der Gesamtfertilität der Grundstämme H, T, His, Tis, *lgl/Cy*, geordnet nach Wochenwerten des Mutteralters I—IV. Einzelquadrat: Ordinate = Eizahl, Abszisse = Schlüpfrate in %, punktierte Fläche = Fertilitätswert. Kleine Zahlen = Inhalt der punktierten Fläche in Einheitsquadraten. Summenzahlen dienen zum Vergleich der Fertilitätswerte von Stamm zu Stamm.

Eizahl wird senkrecht, die qualitative Fertilitätskomponente als Prozentwert der Larvenzahl waagrecht eingetragen. Die entstandene Fläche gibt den Fertilitätswert an. Der Zeitfaktor ist durch die senkrechte Anordnung der vier Wochenflächen zum Ausdruck gebracht. Diese Darstellung, wie sie in Abbildung 8 festgehalten ist, hat den Vorteil, dass der Inhalt

der Flächen in Einheitsmassen direkt einander gegenübergestellt werden kann. Die Summe der vier Flächeninhalte gibt ein direktes Mass für die Gesamtfertilität eines Stammes. (Kleine Zahlen = Flächeninhalt in Einheitsmass der Originalzeichnung; 10 Eier oder 10% der Rate = 3 mm.) Daraus resultiert folgendes Ergebnis:

H-Stamm-Fertilität	2,3 mal grösser als T
His-Stamm-Fertilität	2,2 mal grösser als Tis
lgl/Cy-Stamm-Fertilität [1] . . .	eigene intermediäre Lage

Über die bedingenden Einflüsse für das Zustandekommen der Gesamtfertilität kann an dieser Stelle noch nicht viel ausgesagt werden (siehe Zusammenstellung am Ende der Arbeit).

b) *Variabilität, Selektion und Isozygotie.*

Es ist ohne weiteres klar, dass bei stark heterozygoten Organismen die Nachkommen eine reiche Variabilität der äusseren Merkmale aufweisen. Dies hat auch Geltung für physiologisch zu untersuchende Vorgänge. Würde man von einem wild eingefangenen *Drosophila*-Paar die Nachkommen auf ihre Fertilität prüfen, so könnte man voraussichtlich nie sofort einen mehr oder weniger einheitlichen Fertilitätstypus erhalten. Erst eine Selektion auf einen bestimmten Typus (herausgewählt aus dem Streuungsbereich der ursprünglichen Zucht) garantiert eine Reduktion der Variabilität. So entsteht ein Genotypus, für den wieder eine gewisse Variabilitätsbreite typisch ist, innerhalb deren Bereich eine fortgesetzte Selektion keine streuungsverringernde Wirkung mehr hat. In einem solchen Zustand waren die Stämme H und T schon beim Start der Versuche, da sie von Herrn Prof. E. Hadorn schon während Jahren in Selektion gehalten wurden.

Es ist durchaus verständlich, dass bei den durchgeführten Versuchen mit Hoch- und Tief-Stämmen eine relativ grosse Variabilität vorhanden ist. Physiologische Vorgänge, die für die Fortpflanzung in Frage kommen, sind polygen, also von vielen Erbfaktoren kontrolliert — Mutanten haben ja meistens einen Einfluss auf die

[1] Für eine Einordnung des *lgl/Cy*-Stammes ist die Eizahl stets um 25% reduziert worden, wobei die letalen *Cy/Cy*-Nachkommen theoretisch nicht einberechnet werden. Dadurch ist selbstverständlich die Schlüpfrate höher geworden als sie in Abbildung 7 eingezeichnet ist.

Fertilität. Expressivität und Penetranz der Fertilitätsgene können durch äussere und innere Faktoren von Tier zu Tier in minimalem Masse verändert werden und sich in Quantität und Qualität des Geleges auswirken.

Tabelle 6. — *Zusammenfassung der Grundversuche mit den fünf Hauptstämmen.*

Variabilität in Fecundität und Schlüpfrate.

Stamm	Fecundität (Eizahl)		Schlüpfrate in Prozent	Anzahl der Fälle (Einzelpaare)									
	Woche	Mittelwert	Mittelwert	100–90	90–80	80–70	70–60	60–50	50–40	40–30	30–20	20–10	10–0
H	I	89 ± 3,3	94,7 ± 0,6	23	2								
	II	79 ± 3,2	92,6 ± 1,0	21	5	2							
n = 28	III	58 ± 4,3	75,5 ± 4,6	10	3	4	4	1	1	1	1		1
	IV	33 ± 4,2	43,7 ± 6,7	2	2		1	2	2	2	3	2	3
His	I	64 ± 3,1	93,5 ± 0,6	21	6								
	II	53 ± 2,5	90,8 ± 2,1	14	8	3		2					
n = 27	III	33 ± 2,3	77,2 ± 3,6	6	11	3		3	1		2		
	IV	22 ± 2,6	53,8 ± 5,9	1	4	4	5	5		1			6
T	I	56 ± 4,8	78,6 ± 2,1	2	9	9	2	1	1				
	II	42 ± 3,9	77,0 ± 1,8	1	8	12	4	1					
n = 29	III	25 ± 3,2	60,2 ± 4,0		1	9	7	3	1	2	1		2
	IV	9 ± 2,2	33,4 ± 6,8				2	2	4		1		5
Tis	I	49 ± 2,5	67,5 ± 3,2	1	5	5	9	4		1	2		
	II	31 ± 1,7	64,3 ± 3,1	1	2	7	11	4		2		2	
n = 29	III	14 ± 1,7	48,6 ± 4,5		2	3	6	2	5	6	1	2	2
	IV	9 ± 1,4	44,0 ± 6,3				3	4	2	2			2
lgl/Cy	I	75 ± 3,8	90,7 ± 1,2	9	5	1							
	II	63 ± 3,8	65,9 ± 3,6	1	2	6	1	1	4		1		
n = 16	III	45 ± 4,5	35,5 ± 4,7			2	1	1	1	2	2	3	2
	IV	31 ± 5,8	11,1 ± 3,2					1			1	2	7

Zunächst überrascht, dass bei den isogenen Stämmen die Variabilitätsgrösse nicht stärker reduziert ist (mittlere Fehler in Tab. 6). Dieser Befund deutet auf die schon weitgehende Isozygotie der Grundstämme hin. Trotz genetisch einheitlichem Material ist für die physiologischen Vorgänge eine bedeutende Variabilität charak-

teristisch. Die Mittelwerte der Fertilitätskomponenten lassen sich dennoch deutlich von Stamm zu Stamm (H bezw. His gegenüber T bezw. Tis) unterscheiden, wodurch die Stammspezifität gesichert bleibt. Diese stammspezifischen Merkmale haben sich bei den Grundstämmen während 14, bei den isogenen Stämmen während 10 Selektions-Generationen ohne feststellbare Fertilitätsveränderung erhalten.

c) *Männchenwechsel.*

Man kann sich die Frage stellen, ob die Variabilität von Fecundität und Larvenschlüpfrate durch die Männchen hervorgerufen wird. Versuche von Guyénot (1913) und Hanson und Ferris (1929) haben gezeigt, dass unbefruchtete Weibchen bedeutend weniger Eier legen als begattete. Röntgenbestrahlte, sterile Männchen beeinflussen schon stimulierend die Eiproduktion durch die Kopulation. Hadorn und Zeller (1943) haben stets von Anfang an Männchen den Zuchten beigegeben, dann aber allwöchentlich die Männchen gegen junge frischgeschlüpfte ausgewechselt. Sie haben durch diese Versuchsanordnung den altersbedingten Fecunditäts- und Schlüpfratenabfall nicht aufhalten können (speziell *lgl/Cy*-Serie).

Ich bin dieser Frage nach dem Wechsel des stammgleichen Männchens nur soweit nachgegangen, als ich bestrebt war, den „Faktor Männchen" ständig optimal zu halten. Von total 42 Fällen mit Männchenwechsel haben ein Drittel mit einer vorübergehenden Ratenverbesserung reagiert. Es handelte sich dabei immer um Zuchten, die eine schlechte oder abnorm früh abfallende Rate aufwiesen. Eine Wirkung auf die Eiproduktion habe ich nie feststellen können. Diese Tatsache weist darauf hin, dass das Anfangsmännchen wahrscheinlich nicht voll fertil war und daher das optimale physiologische Geschehen für den Befruchtungsablauf gestört war. Parallelzuchten mit zunächst unbefruchtet gehaltenen Weibchen, denen erst nach einer Woche ein Männchen zugesetzt wurde, haben nie den stammtypischen Fertilitätsverlauf erreichen können, weder quantitativ noch qualitativ. Der stammspezifische Fertilitätstypus kann nur eingehalten werden, wenn das Weibchen sofort mit einem voll

fertilen Männchen besamt wird, damit von Anfang an die Stimulation für Eiproduktion und die normale Befruchtungsfähigkeit gesichert ist.

d) *Eiproduktion und Lebensdauer.*

Normalerweise stellen die *Drosophila*-Weibchen die Eiproduktion erst kurze Zeit vor dem Tode ein. Die Gesamtproduktion wird dadurch zu einer Funktion der Lebensdauer. In der Einzelbesprechung ist aber schon ausgeführt worden, dass die Lebensdauer in meinem Material von Stamm zu Stamm nicht stark verschieden ist. Trotzdem bestehen beträchtliche Unterschiede in der Totaleizahl. Zu Vergleichszwecken sind die Resultate dieses Problemkreises in der Tabelle 7 zusammengestellt. Ein Vergleich der mittleren Tagesproduktion aller verwertbaren Zuchten zeigt das deutliche Überwiegen der Hoch-Stämme.

Da die Lebensdauer grossen individuellen Schwankungen unterworfen ist, lässt sich die Frage diskutieren, ob eine Korrelation besteht zwischen Eiproduktion und verschiedenem Alter der Tiere innerhalb desselben Stammes. Die Behandlung dieser Frage ist insofern interessant, als ALPATOV (1932) eine negative Korrelation gefunden hat, dass also bei kurzem Leben die tägliche Legeleistung höher ist. Dies würde also der PEARL'schen „rate of living"-Theorie entsprechen (PEARL und PARKER 1922). Schon HADORN und ZELLER fanden aber, dass in ihren Zuchten „langes Leben mit hoher Tagesproduktion parallel geht" (S. 293). In jenen Versuchsserien war ein Unterschied in der Lebenslänge zwischen der H- und T-Gruppe festzustellen. Das vorliegende Versuchsmaterial gestattet uns, für kurzes Leben (12—18 Tage), mittlere Lebensdauer (20—26 Tage), langes Leben (28—35 und mehr Tage) Totaleizahl und durchschnittliche Tageszahl bei jedem Stamm zusammenzustellen (Tab. 7).

Wir können aus Tabelle 7 entnehmen, dass zunächst verständlicherweise die Totaleizahl bei jedem Stamm für die längerlegenden Zuchtpaare grösser wird, entsprechend der Anzahl Legetage. Rechnet man aber die durchschnittliche Tagesproduktion an Eiern für die verschieden-lang-lebenden Gruppen aus, so erhält man das überraschende Ergebnis, dass diese Werte keine Veränderung erfahren. Das heisst also: Das kurzlebige Weibchen leistet pro Tag gleich viel wie das lang-

TABELLE 7. — *Die Beziehungen zwischen Eiproduktion und Lebensdauer.* Mittelwerte für Gesamtmaterial der Stämme (obere Hälfte) und für die Gruppen mit verschiedenem Alter innerhalb eines Stammes (untere Hälfte der Tabelle).

	H-Stamm	T-Stamm	His-Stamm	Tis-Stamm
Lebensdauer	29,2 ± 1,1 $n = 32$	27,7 ± 1,5 $n = 31$	28,5 ± 1,3 $n = 52$	22,5 ± 0,9 $n = 44$
Gesamteizahl .	1561 ± 77,8 $n = 33$	783 ± 64,4 $n = 33$	1018 ± 61,7 $n = 43$	518 ± 30,7 $n = 43$
Eizahl pro Lebenstag .	58,3 ± 2,4 $n = 33$	31,2 ± 3,0 $n = 33$	36,1 ± 1,5 $n = 38$	23,5 ± 1,1 $n = 43$
Kurzes Leben Totaleizahl . Tageszahl .	 1002 ± 103,7 53,5 ± 5,4 $n = 8$	 528 ± 46,4 29,2 ± 2,0 $n = 8$	 600 ± 50,1 37,0 ± 2,4 $n = 11$	 380 ± 39,4 24,9 ± 2,6 $n = 12$
Mittleres Leben Totaleizahl . Tageszahl .	 1531 ± 111,2 56,6 ± 4,3 $n = 8$	 650 ± 43,1 27,3 ± 1,9 $n = 10$	 828 ± 54,0 34,5 ± 2,6 $n = 14$	 544 ± 31,3 24,0 ± 1,5 $n = 18$
Langes Leben Totaleizahl . Tageszahl .	 1915 ± 63,7 53,9 ± 2,4 $n = 13$	 900 ± 54,8 26,6 ± 2,2 $n = 12$	 1422 ± 88,1 37,3 ± 1,8 $n = 15$	 771 ± 51,2 25,0 ± 1,4 $n = 11$

lebige. Die geringe Lebensdauer kann also nicht auf sehr frühem Verbrauch der Vitalität wegen abnorm grosser Eiproduktion beruhen. Die PEARL'sche Rate of living-Theorie lässt sich demnach bei unseren Rassen nicht anwenden, weder für den Vergleich der Stämme, noch für die Beziehungen zwischen Vitalität und Fecundität innerhalb desselben Genotypus. Die verschiedene Lebensdauer hat auf die Rate keinen Einfluss; die Gruppen mit frühem oder spätem Ratenabfall weisen Tiere mit ungleich-langem Leben auf.

e) *Morphologische Grundlagen und Schlussfolgerungen aus den Grundversuchen.*

Die grossen Eizahlunterschiede der Hoch- und Tief-Stämme lassen sich durch den Ovarbau selbst nur zum Teil erklären. Obschon die Ovariolenzahl bei den Rassen mit hohen Fecunditätswerten (H und *lgl/Cy*) grösser ist als beim T-Stamm, reicht doch der Unterschied nicht aus für die effektive Mehrleistung. Dies weist auf die Tatsache hin, dass die physiologischen Bedingungen innerhalb des Weibchenkörpers für die stammspezifischen Fecunditätsmerkmale entscheidend sind. Der durch Männchenwechsel nicht beeinflussbare Altersabfall der Gesamtfertilität deutet seinerseits auch auf die Wichtigkeit von Zustandsänderungen des Weibchens hin.

Es liegt nun die Aufgabe vor, diese entscheidenden physiologischen Vorgänge experimentell mittels Kreuzungs-, Injektions- und Transplantationsexperimenten zu prüfen.

IV. KREUZUNGEN VERSCHIEDENER STÄMME

a) *Einführung.*

Da sich bei den Grundversuchen erbliche Variabilitätsunterschiede zwischen den verschiedenen Stämmen zeigten, sollten reziproke Kreuzungsversuche über den Einfluss des männlichen Genotypus und über die weiblichen Reaktionsnormen Aufschluss geben. Die Fertilitätsprüfungen werden wieder in der angegebenen Weise durchgeführt, mit der Ausnahme, dass nun die beiden Geschlechter des Versuchspaares aus entgegengesetzten Stämmen, H oder T, entnommen werden. Mit dieser Versuchsanordnung wird also erstrebt, den direkten Einfluss des stammfremden Ejakulates zu ermitteln. Die Bastarde, d. h. die gelieferten Nachkommen wurden dagegen nicht weiter auf ihre Fertilitätskomponenten geprüft. Diese Versuche unterscheiden sich demnach von den Untersuchungen von Hyde (1914, 1924), der die Fertilität von mehreren Generationen nach den Kreuzungen geprüft hat.

Als Hauptfragen unserer Versuche sind zu beachten: 1. Bleiben die Fecunditätswerte gleich ? 2. Treten Verschiebungen der Anfangsrate

auf ? 3. Bleibt der altersbedingte Schlüpfratenabfall bestehen ? 4. Sind Unterschiede in der Lebensdauer festzustellen ?

Die Experimente wurden nach fünf Inzuchtgenerationen der reinen Stämme begonnen und die Versuchstiere jeweils den fünf folgenden Generationen entnommen.

Die Hauptergebnisse der Auskreuzungen wurden bereits in einer kurzen Mitteilung (Reiff 1944) besprochen und damals gesamthaft den reinen Stämmen gegenübergestellt. An dieser Stelle soll nun eingehend auf die Variabilität und die allgemeine Diskussion eingegangen werden.

b) *Fecundität und Lebensdauer.*

Da das Männchen die Eiproduktion stimuliert (S. 188), wäre zu erwarten, dass nun in unserem Falle das H-Männchen die Eiproduktion bei einem T-Weibchen steigern kann. Im reziproken Experiment könnte eine Reduktion der Fecundität erwartet werden. Eine Gegenüberstellung der Durchschnittswerte in der Totaleizahl des ganzen Lebens (Tab. 8) widerlegt aber diese Vermutung.

Tabelle 8. — *Mittelwerte für Gesamteizahl und Weibchenalter bei den reinen Stämmen und den Kreuzungen.*

Typus	Gesamteizahl	*n*	Weibchenalter	*n*
H × H. . . (Kontr.)	1668 ± 92,9	18	28,9 ± 1,6	18
T × T . . . (Kontr.)	785 ± 94,4	19	27,9 ± 1,5	19
H × T . .	1555 ± 56,4	18	26,1 ± 1,4	18
T × H . .	723 ± 55,1	17	25,6 ± 1,7	18

Der festgestellte Fecunditätsunterschied der reinen Stämme bleibt bei den reziproken Befruchtungsversuchen erhalten. Weder bei der Kombination H × T, noch bei T × H ist eine gesicherte Verschlechterung resp. Verbesserung der Eiproduktion eingetreten. Die stammfremden männlichen Geschlechtsprodukte vermögen also keine Fecunditäts-

veränderung auszulösen, das Weibchen reagiert autonom nach seinem genotypischen Fecunditätscharakter.

In der durchschnittlichen Lebensdauer sind nur schwache Veränderungen festzustellen. Ist das mittlere Weibchenalter beim reinen H- und T-Stamm ungefähr gleich, so sind bei den reziproken Kreuzungen beide Werte parallel etwas reduziert; eine genügende statistische Sicherung liegt jedoch nicht vor. Die Lebensdauer des Weibchens hängt demnach nicht von genotypischen Qualitäten des aufgenommenen Ejakulates ab.

c) *Schlüpfratenänderung durch die Kombination H × T* (Abb. 9).

Für diesen Versuch liegen 18 vollständige Beobachtungsserien vor. Der Ratenverlauf ist in der ersten Lebenshälfte einheitlich und schwankt im Durchschnitt zwischen 80 und 90%. Von der dritten Woche an treten zwei Ratentypen in Erscheinung. Die Rate der einen Gruppe von 8 Paaren verweilt bis zum Lebensende (nach einer Senkung von etwa 12% vom 14.—17. Tag) im Mittel auf einer Höhe von 73%. Bei der zweiten Gruppe (10 Paare) sinkt die Rate vom 14. Tag an rapid ab und endet am Schluss der vierten Woche auf 0%. Der Streuungsbereich der vierten Woche ist dadurch bei den H × T-Zuchten sehr gross.

Gegenüber dem reinen H-Stamm bleibt bei der Kombination H × T einzig die Variabilität im Ratenverlauf bestehen, so dass wiederum eine Gruppierung in Ratentypen vorgenommen werden könnte. Die stammtypische Höhe der Schlüpfrate der H-Zuchten mit 95% Anfangsrate wird aber nicht mehr eingehalten; ebenso sind auch die Werte für die zweite und dritte Woche reduziert. Zusammenfassend lässt sich also sagen: Wird ein H-Weibchen mit einem T-Männchen besamt, so kann es den für seinen Genotypus charakteristischen hohen Schlüpfratenverlauf nicht mehr erreichen.

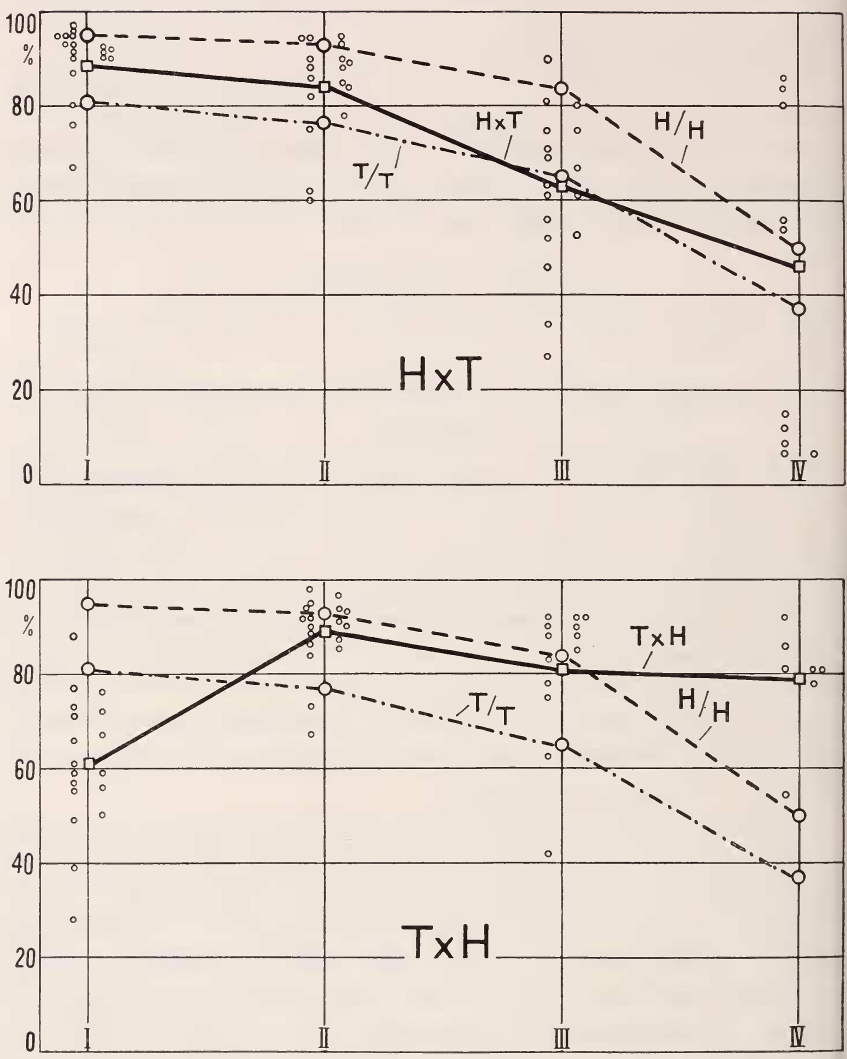


Abb. 9.

Vergleich des Schlüpfratenverlaufs der Kombination H × T (oben) und T × H (unten) mit den Kontrollstämmen H/H und T/T. Ordinate: Schlüpfrate in %, Abszisse: Mutteralter in Wochen I.—IV. Einzelwertstreuung nur für die Kombinationen H × T und T × H angegeben. Ausgezogene Kurve = Wochenmittelwerte der Kreuzungen für je 18 Paare. Gestrichelte Kurven = Wochenmittelwerte der reinen Stämme für je 18 Paare, die parallel geführt wurden.

d) *Schlüpfratenänderung durch die Kombination T × H* (Abb. 9).

Bei Besamung eines T-Weibchens durch ein Männchen des „besseren“ Stammes ist zu erwarten, dass in diesem Falle die Schlüpfrate in ihrem ganzen Verlauf gehoben werden kann. Diesbezüglich durchgeführte Versuche liessen jedoch einen vollständig neuen Ratentypus in Erscheinung treten. Eine erste Veränderung zeigt sich schon beim Start der Fertilitätsperiode. Gegenüber dem reinen T-Stamm ist bei der Kombination T × H eine Reduktion um etwa 30% eingetreten. Nach dieser unerwartet tiefen Anfangsrate stellt sich aber ein überraschender Ratenanstieg ein. Innerhalb einer Woche wirkt sich dieser „Aufbesserungseffekt“ so stark aus, dass der T-Stamm im Ratenverlauf sogar überholt wird. Die zweite Wochenrate liegt an der untern Grenze des H-Stammes. Von 26 Einzelzuchten wiesen 21 diesen deutlichen Aufbesserungseffekt auf, der Rest hatte schon vom Start an eine recht hohe Rate. Das eindeutige Verhalten während der zweiten Lebenswoche mit einem Mittelwert von 87,6% wird in Abbildung 9 deutlich. Die Streuung der Einzelraten ist stark um den Mittelwert konzentriert. Während der zweiten Lebenshälfte der T × H-Zuchten stellt sich kein deutlicher Ratenabfall ein, in vorgeschrittenem Alter wird dadurch sogar die Durchschnittsrate des H-Stammes überholt.

Als Resultate der Befruchtungsversuche der Kombination T × H gilt: Nach Besamung eines T-Weibchens durch ein H-Männchen tritt ein vollständig neuer Fertilitätstypus in der Schlüpfrate auf. Einem Start, der wesentlich tiefer liegt als beim T-Stamm selbst, folgt ein Ratenanstieg bis zur Höhe des H-Stammes (Aufbesserungseffekt) und ein Verweilen in diesem Bereich.

e) *Diskussion der Ergebnisse.*

Die Versuche über reziproke Befruchtung haben uns teilweise dem Fragenkomplex der Bedingtheit der Gesamtfertilität näher gebracht. Auf Grund der neuen Resultate ist anzunehmen, dass stammspezifische weibliche Vorgänge die Eiproduktion

regeln. Dies ergibt sich aus der Tatsache, dass bei den Kreuzungen keine Fecunditätsveränderung eingetreten ist. Bei der Befruchtung durch die Männchen wird die Eiproduktion wohl stimuliert (S. 192), aber nicht nach dem Genotypus des Männchens geregelt. Ob nun der Antrieb auf das Ovar stammspezifisch oder nicht-stammspezifisch ist, die Reaktion des Ovars wird stets eine dem Genotypus des Weibchens entsprechende, also eine mutterstammspezifische Leistung sein.

Die Erscheinungen der Schlüpfratenveränderung weisen ihrerseits auf einen komplizierten Mechanismus im Befruchtungsgeschehen hin. Das Ergebnis der Kombination H × T zeigt zunächst, dass der T-Stamm nicht deshalb eine schlechte Schlüpfrate besitzt, weil eine zu geringe Menge von Spermien vom T-Männchen geliefert wird, sonst könnten beim H-Weibchen mit seiner hohen Eiproduktion nicht so viel Eier befruchtet werden wie es die besten Versuchspaare mit ihrem Ratenverlauf andeuten. Ferner sind die Spermien offenbar nicht so schlecht, wie es zunächst aus der T × T-Rate zu erscheinen vermag. Wahrscheinlich stören vom T-Weibchen ausgehende Einflüsse, z. B. verminderte Eiqualität oder ungenügende Produktion befruchtungsfördernder Stoffe, den höchstmöglichen Befruchtungserfolg. Durch die Kombination H × T wird jedoch die für H typische Schlüpfratenhöhe der ersten drei Wochen nicht mehr erreicht. Dies kann auf eine verminderte Spermaqualität des T- gegenüber dem H-Genotypus zurückgeführt werden; oder die Ejakulatzusätze aus den Angangsdrüsen des T-Männchens vermögen die Befruchtungsvorgänge innerhalb des T-Weibchens nicht optimal auszulösen. Nur im günstigsten Falle, bei der Kombination H × H würden männliche und weibliche Geschlechtsprodukte harmonisch aufeinander abgestimmt sein.

Wir nehmen also an, dass nach der Befruchtung eines *Drosophila*-Weibchens eine Ei-Sperma-Relation mit einem stofflichen (vielleicht humoralen) Kräftespiel einsetzt. Es ist bis jetzt nicht bekannt, ob bei Insekten eine Art Gamone (Befruchtungsstoffe) im HARTMANN'schen Sinne nachzuweisen sind. Zu solchen hypothetischen Erwägungen weisen aber

besonders die Ergebnisse der Befruchtung eines T-Weibchens mit einem H-Männchen.

Der Kurvenverlauf der Larvenschlüpfrate der Kombination T × H hat den überraschenden „Aufbesserungseffekt“ während der ersten Legewoche und das Überholen der H × H-Rate bei zunehmendem Weibchenalter aufgewiesen. Damit ein solch veränderter Fertilitätstypus auftritt, müssen im Befruchtungsgeschehen weitgehende Umstellungen eingetreten sein. Offenbar harmoniert das aufgenommene H-Ejakulat zuerst schlecht mit den physiologischen Ansprüchen für die Reproduktion im T-Weibchen. Erst nach einiger Zeit dürfte sich eine Zusammenarbeit der für den Befruchtungserfolg verantwortlichen Stoffe einstellen, die zu dem äusseren Erfolg einer hohen Schlüpfrate von der zweiten Woche an führt.

Aus den grundlegenden Arbeiten von Nonidez (1920) über den Geschlechtsapparat und die Befruchtungsvorgänge bei *Drosophila* kann man entnehmen, dass bei Männchen und Weibchen aus den Geschlechts-Anhangdrüsen Flüssigkeiten abgegeben werden. Welche Funktion (ausser Spermabewegungs-Aktivierung) diese Stoffe haben, ist aus der Literatur nicht bekannt. Nonidez kann nachweisen, dass das unpaare, ventrale Receptaculum die Spermien zuerst aufnimmt, erst in zweiter Linie füllen sich die beiden seitlichen Spermatheken. Die für die Eibefruchtung zuerst verbrauchten Spermien stammen aus dem ventralen Receptaculum, erst später wird die Reserve der Spermatheken verwertet. Es besteht nun die Möglichkeit, dass die durch Nonidez festgestellten Sekrete der Spermabehälter auf die Qualität der Spermien einwirken, oder dass die „milieufremden“ Spermien und Ejakulatzusätze (bei der Kreuzung) eine Reaktion im Geschlechtsapparat auslösen, die zuerst eine Hemmung und erst nach einer gewissen Zeit eine Umstellung der weibchengemässen normalen und stammtypischen Befruchtungsvorgänge herbeiführen. Auf alle Fälle ist an ein Wechselspiel von stofflichen Faktoren, die vom männlichen oder weiblichen Teil, oder von beiden zugleich ausgehen, zu denken. Eine Gamon-Wechselwirkung, wie sie bei Tiertypen mit äusserer Befruchtung erforscht werden kann, ist zwar bei Insekten nur im erweiterten Sinne anzunehmen, wobei man die Befruchtungsvorgänge in ein komplettes System von Organen mit schwer kontrol-

lierbaren Einzelwirkungen eingliedern müsste. Die vorliegenden Ergebnisse der Befruchtungsversuche könnten aber auf das Vorhandensein von geschlechtsspezifischen Hormoneinflüssen hindeuten.

Ich stellte mir nun die Frage, ob solche Stoffe im Körper der Fliegen zirkulieren, auf den gesamten Stoffwechsel einwirken und indirekt die Geschlechtsfunktionen beeinflussen. Durch Injektionen von Extrakt stammfremder Tiere sollte sich eine Beantwortung finden lassen.

f) Injektionsversuche.

In Vorversuchen wurden zuerst schlecht-„ratigen" Tis- und H-Weibchen Extrakte von jungen H-Tieren injiziert, zur Prüfung einer möglichen Ratenverbesserung. Von gesamt 12 Versuchen zeigte sich nur in einem Falle eine vorübergehende Ratenverbesserung, die nach ein paar Tagen sofort wieder zurückging. Eine Wirkung auf die Lebensdauer konnte ich nicht feststellen. Dies steht in Übereinstimmung mit Untersuchungen von Pearl und Parker (1922) die bei Verfütterung von Embryonalflüssigkeit von Hühnchen und von Auszügen aus *Drosophila*-Larven keine Lebensverlängerung beobachten konnten. Trotz diesem negativen Ergebnis führte ich einige Versuchsserien durch, bei denen H-Extrakt junger Tiere in frischgeschlüpfte Weibchen des Tis-Stammes eingespritzt wurde.

Gewinnung des Extraktes: Eine grosse Anzahl junger H-Männchen und -Weibchen werden in einem Mörser mit wenig Ringerlösung zerrieben, der entstandene Brei zentrifugiert und die Flüssigkeit mit dem

Tabelle 9. — *Resultate der Injektionsversuche.*
18 Tis-Weibchen injiziert mit gekochtem H-Extrakt.
Kontrolle = Tis-Zuchten der fünften bis neunten Generation.

Merkmal	Tis-Injektion (n = 18)	Tis-Stamm (Kontr.) (n = 16)
Lebensdauer	21,4 ± 2,1	22.2 ± 0,9
Totaleizahl	536 ± 70,0	524 ± 60,2
Eizahl pro Lebenstag	25,0 ± 1,8	23,8 ± 1,1
	%	%
Schlüpfrate		
1. Woche	58,6 ± 3,8	63,0 ± 3,4
2. Woche	62,4 ± 4,8	62,9 ± 3,2
3. Woche	48,8 ± 8,1	51,4 ± 5,5
4. Woche	41,0 ± 9,3	45,1 ± 6,8

Transplantationsapparat den frischgeschlüpften Tis-Weibchen injiziert. Um die Zerstörung von Wirkstoffen durch Oxydationsfermente zu vermeiden, wird der Brei kurz aufgekocht.

Resultat: Als Folge der Injektion sind zunächst mehrere Weibchen innerhalb der ersten Woche gestorben. Von insgesamt 18 durchgehenden Beobachtungsreihen sind die Ergebnisse in Tabelle 9 eingetragen. Als Kontrolle zu den Injizierten gelten die Mittelwerte für die reinen Tis-Zuchten der fünften bis neunten Generation.

Weder für die Fecundität noch für die Larvenschlüpfrate ist eine Wirkung des Extraktes nachweisbar. Eine kleine Abweichung ist nur im Verhältnis von der ersten zur zweiten Woche eingetreten, indem ein geringer Ratenanstieg zu beobachten ist. Dies könnte auf einer Nachwirkung des experimentellen Eingriffes beruhen, die eine Hemmung der Befruchtung verursacht. Eine Erscheinung des Aufbesserungseffektes und Überholen der stammtypischen Rate kommt aber nicht vor. Auch einige Versuche mit ungekochtem Extrakt waren wirkungslos.

Aus diesen Versuchsreihen können keine weitergehenden Schlüsse gezogen werden, da die Möglichkeit besteht, bei verfeinerten Versuchsanordnungen einen positiven Effekt zu erreichen. Immerhin weisen die mitgeteilten Resultate darauf hin, dass unsere hypotetisch aufgestellten Wirkstoffe eher in den intakten Geschlechtssystemen selbst zu suchen wären.

V. TRANSPLANTATIONSVERSUCHE

Sind im letzten Kapitel die genotypischen Einflüsse des Ejakulates behandelt worden, so soll nun durch Verpflanzung von Ovarien in ein neues Wirtsmilieu der stoffliche Einfluss des Muttertieres auf die Fertilitätskomponenten untersucht werden.

Aus einer Arbeit von Umeya (1930) über Ovarien-Transplantation bei Seidenraupen geht hervor, dass mütterliche Milieueinflüsse auf Vitalität und Fertilität der aus dem Implantat hervorgegangenen Tiere nachzuweisen sind.

Für unsere Zwecke eignet sich als Wirt die Mutante *fes lt*/*fes lt*-Weibchen [1] vorzüglich, weil bei ihr die Ovarien stark degeneriert sind und keine Eier liefern. Wird ein fertiles Ovar in eine weibliche *fes*/*fes*-Larve implantiert und werden von der Imago Eier gelegt, so stammen sie sicher vom Implantat. Der eigene „*fes*/*fes*-Fertilitätstyp" ist selbstverständlich nicht bekannt, aber er ist durch die angegebene Methode zum Teil indirekt zu ermitteln. Als Spender werden die Stämme H, T, *lgl*/*Cy* verwendet. Der H-Stamm ist vorher noch mit dem Wildstamm Zürich ausgekreuzt worden. Der Gegensatz zum T-Stamm wurde dadurch

[1] *fes* = female sterile, degenerierte Ovarien; *lt* = light, helle Augen; Stamm von nun an nur als *fes*/*fes* bezeichnet.

stärker, sowohl für die Fecundität wie für die Rate. Die Besamung findet durch ein Männchen statt, das dem gleichen Stamm angehört wie der Transplantat-Spender. Die Fertilitätsprüfung geht in der bekannten Art vor sich.

a) *Äussere Leistungen der Transplantate.*

Alle drei Sorten der verwendeten Spenderovarien (*lgl/Cy*, H, T) entwickeln sich im *fes/fes*-Wirt herkunftsgemäss. Sie erreichen die normale Grösse und können sich an den Ausführwegen des Wirtes ansetzen. Die Eiablage geht in normaler Weise vor sich. Bei einer Konkurrenz von drei Ovarien wird meist eines davon verdrängt, nur selten setzen sich alle drei Ovarien an. Es besteht die Wahrscheinlichkeit, dass zwei Drittel der operierten *fes/fes*-Weibchen Eier legen können. Bei der Zusammenstellung meiner Versuche zeigte sich, dass 65 von 151 geprüften *fes/fes*-Weibchen (Tiere mit Spenderovar) Eier abgeben konnten, was einem Verhältnis von 43% entspricht. Nach diesem Befund waren also die wirteigenen Ovarien für die Anheftung bevorzugt.

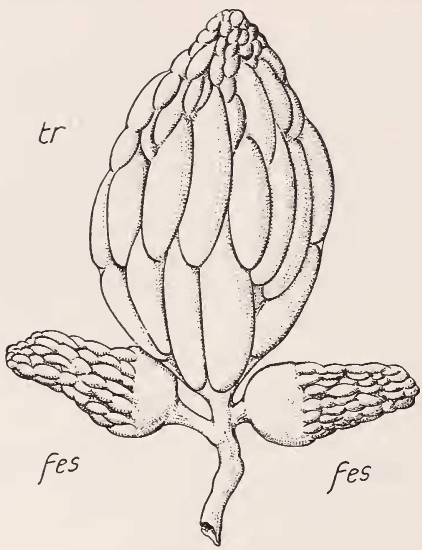


Abb. 10.

Vergleich der Grösse eines transplantierten fertilen Ovars (*tr*) mit *fes/fes*- Ovarien. Skizze eines Falles, bei dem alle drei Ovarien am Ausführungsgang festgewachsen sind. Vergr. ca. 40fach.

Kann sich das Transplantat nicht an die Ausführwege ansetzen, so liegt es frei im Abdomen. Stets ist es stark mit Tracheen versorgt. Die fertilen Ovarien nehmen meist normale Lage ein, d. h. die Spitze ist kopfwärts gerichtet. Von 69 sicher beobachteten Fällen zeigten 60, was 87% der Fälle entspricht, diese Lage. Nur bei 5 Weibchen (7%) war das Spenderovar verkehrt orientiert. Dies steht in Übereinstimmung mit den Befunden von Gloor (1943), nach denen transplantierte letale *lgl/lgl*-Ovarien in normalen

Wirten sich ebenfalls normal orientierten. In 4 Wirten (6%) waren alle drei Ovarien an den Ovidukten angewachsen. In Abbildung 10 ist ein solcher Zustand festgehalten. Zugleich lassen sich dort die Grössenverhältnisse der fertilen und sterilen Ovarien erkennen.

b) *Quantitative Leistung, Fecundität* (Tab. 10, Abb. 11).

Es stellt sich nun die Frage, ob die festgestellten Eizahlunterschiede trotz dem Wirtseinfluss bestehen bleiben, oder ob eine Angleichungstendenz der verschiedenen Fecunditätstypen an eine intermediäre Stellung beobachtet werden kann.

In Tabelle 10 sind die Fecunditätsmittelwerte zusammengestellt. Schon für die Totaleizahl zeigt sich ein seltsames Ergebnis: Die beiden Stämme mit hoher Eiproduktion (H und *lgl/Cy*) erreichen bei Transplantation ihrer Ovarien in ein verändertes Milieu nicht mehr ihre stammtypische Eizahl, sondern nur etwa die Hälfte davon. Dies wird besonders klar, wenn man bei den Kontrollen die halbe Eizahl vergleicht, da hier auch nur ein Ovar zu berück-

TABELLE 10. — *Eiproduktion und Alter beim fes/fes-Weibchen mit implantiertem Ovar und bei Spender-Kontrollzuchten.*

Bei den Stamm-Kontrollen ist die halbe Eizahl angegeben, die die Eiproduktion pro Ovar verdeutlichen soll.

Material	Stamm	*fes/fes*-Weibchen mit Implantat	*n*	Stamm-Kontrolle	*n*	Stamm, Eiproduktion pro Ovar = ½ Eizahl	Leistung des Implantats in % der stammspezifischen Eizahl
Alter in Tagen . .	*lgl/Cy*	23,7 ± 1,4	15	30,6 ± 1,6	14		
	H	22,1 ± 2,3	14	30,1 ± 1,4	16		
	T	24,9 ± 1,8	13	22,5 ± 1,2	15		
Total-Eizahl .	*lgl/Cy*	526 ± 41,1	15	1850 ± 95,0	14	925	57
	H	410 ± 57,0	14	1740 ± 120,1		870	47
	T	440 ± 61,1	13	645 ± 50,7	15	323	138
Durchschn. Tageseizahl	*lgl/Cy*	22,1 ± 2,1	15	60,5 ± 3,1	14	30,3	73
	H	19,0 ± 2,6	14	57,4 ± 2,1	16	28,7	66
	T	17,8 ± 2,1	13	29,0 ± 1,6	15	24,5	123

sichtigen ist. Bei den T-Transplantaten ist die Totaleizahl so stark gesteigert, dass sie nun dem Fecunditätswert der H-Transplantate entspricht. Da die Lebensdauer nicht bei allen Gruppen gleich gross ist, gibt die durchschnittliche Tagesproduktion an Eiern ein noch deutlicheres Bild. Es zeigt sich dabei, dass b e i T r a n s - p l a n t a t i o n g e n o t y p i s c h v e r s c h i e d e n e r O v a -

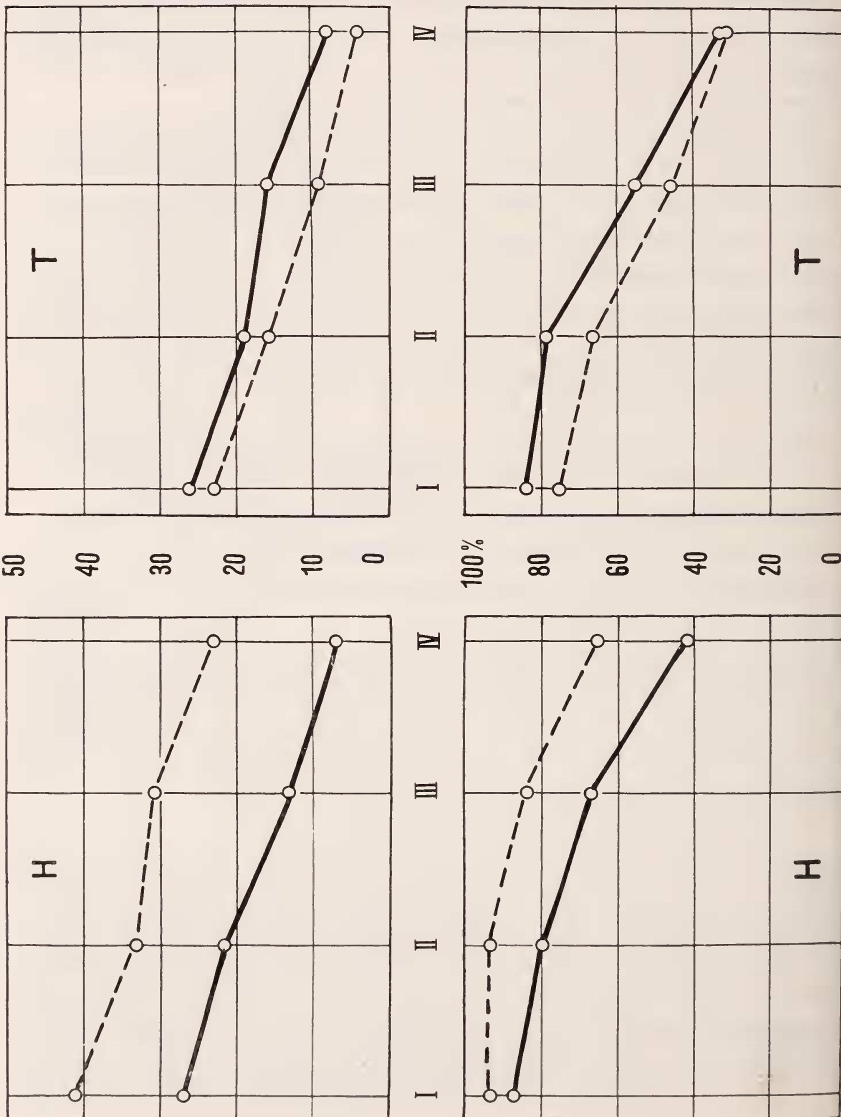


Abb. 11.

rien in das gleiche Milieu keine Unterschiede mehr in der Grösse der Fecundität bestehen. Innerhalb der mittleren Fehler sind die quantitativen Leistungen aller drei Ovartypen gleich.

Auch Abbildung 11 (obere Hälfte) weist deutlich auf die Fecunditätsveränderung der implantierten Ovarien gegenüber den Kontrollen hin. Bei genauem Vergleich der H- und T-Kurven erkennt man, dass die Wochenwerte (I—IV) der Transplantierten (ausgezogene Kurven) bei H und T ungefähr die gleiche Höhe aufweisen.

Die Besamung der Eier fand immer mit stammgleichen Spermien statt. Wie wir früher (S. 192) gesehen haben, hat der Genotypus des Männchens keinen spezifischen Einfluss auf die Fecundität. Das Weibchen reagiert stets mit seinem stammtypischen Fecunditätscharakter. Im vorliegenden Falle nun, wo eine Angleichungstendenz der Fecundität aller drei Stämme vorliegt, dürfte der Grund dazu nur beim Wirtstier selbst zu suchen sein. Es könnte sich die Zahl der Eischläuche, oder die Produktionsrate des Ovars verändert haben. Nach GAUSE (1931) findet man erst in der 2 Tage alten Puppe deutlich gesonderte Eiröhren. Der Ovarbau ist jedoch wie andere morphologische Merkmale genetisch bedingt und wohl bereits in der verpüppungsreifen Larve, aus der das Ovar entnommen wurde, festgelegt. Stichproben über die Ovariolenzahl bei transplantierten Ovarien haben das auch bestätigt. Somit weisen die Transplantationsversuche einen neuen Weg zur Erklärung der stammspezifischen Fecundität. Das *fes*/*fes*-Wirtstier beeinflusst die Produktionsrate des Ovars, unabhängig von den genotypischen Eigenschaften des Organs selbst. Daher spielt die Ovariolenanzahl

---

ABB. 11.

Leistung von H- und T-Ovarien bei Transplantation in das *fes*/*fes*-Milieu (ausgezogene Kurven). Zum Vergleich die parallel geführten Kontrollzuchten des H- und T-Stammes mit unterbrochenen Kurvenlinien eingetragen.

Obere Hälfte der Abbildung: Fecunditätsmittelwerte der ersten vier Legewochen I.—IV., links für H-, rechts für T-Typen. Die Fecunditätswerte der Kontrollzuchten (gestrichelte Kurven) sind auf die Hälfte reduziert, zur Übereinstimmung mit den eierlegenden *fes*/*fes*-Weibchen, die nur ein fertiles Ovar besitzen.

Untere Hälfte der Abbildung: Schlüpfraten-Wochenmittelwerte. Links für H-, rechts für T-Typen. Ordinate = Schlüpfrate in %, Abszisse = Mutteralter I.—IV. Woche.

keine Rolle mehr, ein H- oder T-Ovar produziert nun gleich viel Eier im *fes/fes*-Milieu. Der Genotypus der Mutter mit seinen extraovarialen Einflüssen besimmt also die Grösse der Eiproduktion.

c) *Qualitative Leistung, Schlüpfrate* (Tab. 11, Abb. 11).

Ähnlich wie bei der Fecundität tritt, durch Wirkung des Wirtsmilieu auf das transplantierte Ovar, auch bei der Larvenschlüpfrate eine Angleichungstendenz ein. Der hochratige H-Stamm erleidet in den Ratenwerten eine Verschlechterung während des ganzen Lebens. Die beiden andern Stämme (*lgl/Cy* und T) erfahren eine Ratenverbesserung.

Beim *lgl/Cy*-Versuch ist die Rate während des gesamten Lebens gehoben. Für den T-Stamm gilt dies während der ersten Lebenshälfte, wobei mit zunehmendem Alter die Werte infolge eines grossen Fehlerbereichs nicht mehr statistisch auszuwerten sind. Der Schlüpfratenverlauf der H- und T-Versuchsserien ist in Abbildung 11 aufgezeichnet. Jede Kurve enthält die Wochenmittelwerte von durchschnittlich 14—17 Einzelzuchten der *fes/fes*-

Tabelle 11. — *Vergleich der Schlüpfratenwerte von fes/fes-Weibchen mit implantiertem Ovar und Spender-Kontrollzuchten.*

Stamm	Woche	Transplantat in *fes/fes*	*n*	Kontrolle	*n*	Ratenveränderung durch Transplantation bezogen auf Kontrolle	
		%		%			
lgl/Cy	I.	72,4 ± 1,1	15	68,0 ± 1,2	14	7%	
	II.	61,4 ± 2,3		49,4 ± 3,6		25%	höher als
	III.	39,0 ± 6,2		26,6 ± 4,7		44%	Kontrolle
	IV.	23,9 ± 8,7		8,25 ± 3,2		280%	
H	I.	88,8 ± 2,1	15	94,0 ± 0,8	17	5%	
	II.	80,8 ± 3,9		95,0 ± 1,3		15%	tiefer als
	III.	68,0 ± 8,5		83,2 ± 2,5		18%	Kontrolle
	IV.	41,6 ± 15,5		64,8 ± 7,4		35%	
T	I.	83,3 ± 3,0	14	75,0 ± 2,1	15	11%	
	II.	79,4 ± 3,5		64,4 ± 4,7		23%	höher als
	III.	55,2 ± 7,3		44,0 ± 7,6		25%	Kontrolle
	IV.	31,9 ± 10,1		31,4 ± 11,6		0%	

Weibchen mit Transplantat und den parallel geführten Kontrollen. In Tabelle 11 sind die mittleren Fehler der Mittelwerte festgehalten.

Trotzdem die Eitypen und die männlichen Geschlechtsprodukte dem gleichen Genotypus angehören, ist der stammspezifische Verlauf der Larvenschlüpfrate verändert worden im Sinne einer Parallelverschiebung. Wie bei der Eiproduktion, so auch bei der Larvenschlüpfrate — allerdings in geringerem Ausmass — prägt das veränderte Wirtsmilieu eine stammfremde Eigenschaft. Die grossen Unterschiede zwischen den reinen Stämmen sind reduziert worden. Der Genotypus der Mutter mit seinen extraovariolen Wirkungen beeinflusst also auch teilweise das Befruchtungsgeschehen und damit die Höhe der Schlüpfrate.

d) *Diskussion der Ergebnisse.*

Mit Hilfe der Transplantationsversuche sind weitere Einzelheiten über das Wesen der Fertilitätstypen bekannt geworden. Das wichtigste Resultat dieser Versuchsserien ist der Nachweis von fertilitätsbeeinflussenden extraovarialen Wirkungen des Muttertieres.

Es ist vor allem das Verdienst von Marguerite Vogt (1940/41), die Ringdrüse als gonadotropes Steuerorgan erkannt zu haben. Das gonadotrope Ringdrüsenhormon hat artspezifische Wirkungen auf die Eibildung. Die hier vorliegenden Resultate von den Ovarien-Transplantationen könnten auf stammspezifische Wirkungen der Ringdrüsenhormone schliessen lassen. Doch dazu fehlt noch der Beweis, der durch neue Versuche von Gonadentransplantationen mit gleichzeitiger Ringdrüsenimplantation erbracht werden müsste.

Sicher ist aber, dass das transplantierte Ovar seine herkunftsgemässe Leistung im neuen Wirt nicht beibehalten kann. Die Qualität der stofflichen extraovarialen Einflüsse des Wirtsmilieu bestimmt die grundlegenden Geschlechtsfunktionen. Das Muttertier hat also den weitaus grössten Anteil am Entstehen des stammtypischen Fertilitätscharakters und kontrolliert vor allem die Ei-

produktion und teilweise auch die Schlüpfrate. Daraus erklärt sich auch zum Teil der Abfall der Fertilitätskomponenten mit zunehmendem Mutteralter, der — wie Hadorn und Zeller (1943) ausgeführt haben — auf „Zustandsänderungen des Weibchens" zurückgeführt wird. So könnte beim alternden Weibchen wahrscheinlich der Ausfall oder eine Minderproduktion der fertilitätsfördernden Stoffe zum charakteristischen Altersabfall führen.

Die Transplantationsversuche haben ferner geholfen, den Fertilitätstypus des *fes/fes*-Stammes, soweit er extraovarial bedingt ist, indirekt zu bestimmen. Dieser würde demnach eine Stellung zwischen dem H- und dem T-Stamm einnehmen, sowohl in quantitativer wie in qualitativer Beziehung.

VI. ALLGEMEINE BESPRECHUNG UND ZUSAMMENFASSUNG

Die Frage nach der Bedingtheit des Fertilitätscharakters ist in dieser Arbeit von verschiedenen Gesichtspunkten aus erörtert worden. Zuerst wurden die Grundlagen für die Stammspezifität der Grundstämme und der isogenen Stämme erarbeitet. Die morphologischen Untersuchungen haben zu keiner genügenden Erklärung der Fertilitätsunterschiede der Hauptstämme geführt. Dagegen brachten die Kreuzungs- und Transplantationsversuche neue Erkenntnisse über die physiologischen Vorgänge im weiblichen Geschlechtsapparat bei *Drosophila*. Die verschiedenen Einflüsse auf das gesamte Fertilitätsgeschehen lassen sich in drei Gruppen aufteilen:

Ovariale Einflüsse. — Allgemein können dem Ovar selbst keine unabhängige Leistungen zugeschrieben werden. Nach den Resultaten der Transplantationsversuche bestimmt das Ovar selbst die Eiproduktion nicht, dagegen ist es verantwortlich für die Qualität der Eier und beeinflusst dadurch bis zu einem gewissen Grade den Schlüpfratencharakter. Die mitgeteilten Versuchsergebnisse zeigen jedoch, dass verschiedene Faktoren auf das Ovar einwirken.

Extraovariale Einflüsse. — Ich fasse hier die Funktionen der Geschlechts-Anhangsdrüsen und des gesamten weiblichen Stoff-

wechsels als Ganzes zusammen. Der Befruchtungsablauf spielt sich im extraovarialen Geschlechts-System ab. Die Ei-Sperma-Relation wird wahrscheinlich durch Sekrete der Anhangsdrüsen (eventuell Gamonwirkung) geregelt, wie dies aus den Resultaten der reziproken Befruchtungsversuche hervorgeht. Durch Implantation eines Ovars in ein fremdes Milieu wird seine Leistung verändert. Vor allem wird die Produktion der Eier durch das Wirtstier beeinflusst. Es lässt sich vorläufig noch nicht entscheiden, ob dabei der allgemeine Stoffwechsel des Weibchens, oder ein gonadotropes Hormon der Ringdrüse, oder Qualitäten der Anhangsdrüsen wirksam sind. Auch Schlüpfrate unterliegt zu einem grossen Teil den hier angeführten Einflüssen.

Männliche Einflüsse. — Die reziproken Befruchtungsversuche haben erwiesen, dass die genotypischen Eigenschaften von Sperma und Ejakulatzusätzen den Charakter des Schlüpfratenverlaufes zu ändern vermögen.

Zusammenstellung. — Betrachtet man die Bedingungen für die einzelnen Fertilitätskomponenten getrennt, so lassen sich die bis jetzt erkannten Tatsachen in folgendes Schema einfügen, wobei männliche und weibliche Einflüsse auseinandergehalten werden:

	Mänhcheneinfluss	Weibcheneinfluss	
		Ovarial	Extraovarial
Eizahl . . .	Allgemeine Stimulation nicht stammspezifisch	Ovariolenzahl als morphologische Grundlage	Stammspezifischer mütterlicher Stoffwechsel
Schlüpfrate .	Stammspezifische Qualität des Ejakulates	Genotypische Eiqualität	Stammspezifischer mütterlicher Stoffwechsel
Lebensdauer	Nicht deutlich festzustellen	Stammspezifisch	
Fertilitäts-Abfall . .	Stammgleiches junges Männchen ohne Wirkung	Zustandsänderungen des alternden Organismus	

Für den Erfolg der Gesamtfertilität überlagern sich die hier einzeln angeführten Faktorengruppen. Wie sich die Sachlage bis jetzt überblicken lässt, scheinen die verschiedenen Reaktionen im Fortpflanzungsgeschehen z. T. in komplementärer, z. T. in antagonistischer Weise aufeinander abgestimmt zu sein. Sowohl dem Männchen wie Weibchen lassen sich spezifische Leistungen zuschreiben.

Abschliessend fasse ich die wichtigsten Resultate der Arbeit zusammen:

An zwei Laboratoriums-Wildstämmen von *Drosophila melanogaster* wurden bei Einzelpaarzuchten die beiden Fertilitätskomponenten Eiproduktion (Fecundität) und Larvenschlüpfrate bei verschiedenen Versuchsanordnungen untersucht.

1. Der H-Stamm weist grosse Fecundität und hohe Ratenwerte auf. Der T-Stamm ist charakterisiert durch geringe Fecundität und schlechtere Larvenschlüpfrate.

2. Diese Unterschiede sind genotypisch festgelegt und haben sich während 14 Inzuchtgenerationen erhalten.

3. Mit zunehmendem Mutteralter tritt ein Abfall beider Fertilitätskomponenten bei beiden Stämmen ein, unbeeinflussbar durch Zusatz junger Männchen.

4. Die recht grosse Variabilitätsbreite lässt sich bei beiden Stämmen trotz strenger Selektion auf die extremen Merkmale und trotz Aufbau isogenetischer Stämme nicht vermindern.

5. Die Eizahlunterschiede lassen sich nur teilweise erklären durch Unterschiede im Ovarbau. Die grössere Anzahl von Ovariolen beim H-Ovar reicht nicht aus für die grosse Mehrleistung in der Produktionsrate gegenüber dem T-Ovar. Charakteristisch für die beiden Stämme ist die geradzahlige Ovariolenanzahl.

6. Bei Befruchtung eines Weibchens durch ein stammfremdes Männchen bestimmt der weibliche Genotypus allein sowohl die Fecundität als auch das Mutteralter.

7. Ein H-Weibchen erreicht mit einem T-Männchen nie den für den H-Stamm optimalen Schlüpfratenverlauf. Die Rate der Kreuzung H × T liegt zwischen den Werten des H- und T-Stammes.

8. Die Kreuzung T×H weist einen vollständig neuen Fertilitätstypus in der Schlüpfrate auf. Einem Start, der wesentlich tiefer liegt als beim T-Stamm, folgt ein überraschender Ratenanstieg bis zur Höhe des H-Stammes (Aufbesserungseffekt) und ein Verweilen in diesem Bereich ohne charakteristischen Altersabfall.

9. Diese Ergebnisse lassen sich deuten als Wirkung von geschlechtsspezifischen Stoffen, die von beiden Geschlechtern ausgehen können (Gamone ?) und im weiblichen Geschlechtsapparat sich gegenseitig beeinflussen.

10. Durch Transplantation von Ovarien der untersuchten Stämme in *fes/fes*-Weibchen verändert sich vor allem die Eiproduktion, indem eine Angleichungstendenz an einen ausgeglichenen Fecunditätscharakter ohne Unterschied zwischen H und T besteht. Auch die grossen Unterschiede für die Schlüpfratenwerte sind reduziert.

11. Das veränderte mütterliche Milieu kann auf die spezifischen Geschlechtsvorgänge einwirken. Es sind also extraovariale Einflüsse, die in grösstem Ausmass die Gesamtfertilität bestimmen.

LITERATURVERZEICHNIS

1932. Alpatov, W. W. *Egg production in Drosophila melanogaster and some factors which influence it.* J. of exper. Zool. 63.

1935. Beadle, G. W. *Collecting of eggs.* D. I. S. 4.

1924. Dobzhansky, Th. *Über den Bau des Geschlechtsapparates einiger Mutanten von Drosophila melanogaster.* Z. ind. Abst'lehre 34.

1936. Ephrussi, B. and G. W. Beadle. *A technique of transplantation for Drosophila.* Amer. Nat. 70.

1931. Gause, F. G. *Über den Einfluss verkürzter larvaler Ernährungszeit auf die Eiergrösse von Drosophila funebris und melanogaster.* Biol. Ztrbl. 51.

1931. Geigy, R. *Action de l'ultra-violet sur le pôle germinal dans l'œuf de Drosophila melanogaster.* Rev. Suisse Zool. 38.

1944. Geigy, R. und A. N. Aboim. *Gonadenentwicklung bei Drosophila nach frühembryonaler Ausschaltung der Geschlechtszellen.* Rev. Suisse Zool. 51.

1936. Gleichauf, R. *Anatomie und Variabilität des Geschlechtsapparates von Drosophila melanogaster.* Z. wiss. Zool. 148.

1943. Gloor, H. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Gonaden einer Letalrasse (lgl) von Drosophila melanogaster.* Rev. Suisse Zool. 50.

1913. Guyénot, E. *Etudes biologiques sur une mouche, Drosophila ampelophila Löw.* IV. *Nutrition des larves et fécondité.* V. *Nutrition des adultes et fécondité.* VI. *Résorption des spermatozoïdes et avortement des œufs.* VII. *Le déterminisme de la ponte.* C. r. Soc. Biol. Paris 74.

1940. Hadorn, E. *Prädetermination des Letalitätsgrades einer Drosophila-Rasse durch den mütterlichen Genotypus.* Rev. Suisse Zool. 47.

1943. Hadorn, E. und H. Zeller. *Fertilitätsstudien an Drosophila melanogaster.* I. *Untersuchungen zum altersbedingten Fertilitätsabfall.* Roux' Arch. 142.

1929. Hanson, F. B. and F. R. Ferris. *A quantitative study of fecundity in Drosophila melanogaster.* J. of exper. Zool. 54.

1923. Huettner, A. F. *The origin of the germ cells in Drosophila melanogaster.* J. of Morph. 37.

1914. Hyde, R. R. *Fertility and sterility in Drosophila ampelophila.* I. *Sterility in Drosophila with especial reference to a defect in the female and its behavior in heredity.* II. *Fertility in Drosophila and its behavior in heredity.* IV. *Effects on fertility of crossing within and without inconstant stocks of Drosophila.* J. of exper. Zool. 17.

1924. —— *Inbreeding, outbreeding and selection with Drosophila.* J. of exper. Zool. 40.

1936. Muller, H. J. *Construction of homozygous stocks.* D. I. S. 6.

1920. Nonidez, J. F. *The internal phenomena of reproduction in Drosophila.* Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 39.

1921. Pearl, R. and S. Parker. *Introductory discussions of the duration of life.* Amer. Natural. 55.

1922. —— *Experimental studies on the duration of life.* II. *Hereditary differencies in duration of life in line-bred streins of Drosophila.* III. *The effect of successive etherisations on the duration of life of Drosophila.* IV. *Data on the influence of density of population on duration of life in Drosophila.* V. *On the influence of certain environmental factors on duration of life in Drosophila.* Amer. Natural. 56.

1932. Pearl, R. *The influence of density of population upon egg production in Drosophila melanogaster.* J. of exper. Zool. 63.

1937. POULSON, D. F. *The embryonic development of Drosophila melanogaster.* Actualités scientifiques et industrielles, nº 498, Paris.

1944. REIFF, M. *Fertilitätsstudien an Selektionsstämmen von Drosophila melanogaster und ihr Verhalten bei Kreuzungen.* Rev. Suisse Zool. 51.

1932. SHAPIRO, H. *The rate of oviposition in the fruit fly, Drosophila.* Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 63.

1930. UMEYA, Y. *Studies on the vigor of silkworms, Bombyx mori L.* Genetics 15.

1940. VOGT, Margr. *Die Förderung der Eireifung innerhalb hetero-plastisch transplantierter Ovarien von Drosophila durch die gleichzeitige Implantation der arteigenen Ringdrüse.* Biol. Zbl. 60.

1941. —— *Zur Artspezifität der Ringdrüsenwirkung auf die Dotterbildung und die imaginale Differenzierung bei Drosophila-Arten.* Biol. Zbl. 61.